ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES

vol. 13 - 1953 - n° 1

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique.

Ann. Amélior. Plantes, 1963, **13** (1), 5-25.

CARACTÉRISTIQUES GÉNÉTIQUES DE CERTAINS *TRITICUM* D'ÉTHIOPIE RÉSISTANTS A *C. HERPOTRICHOIDES* ET A *P. GRAMINIS*

R. ÉCOCHARD

avec la collaboration technique de M. d'ERFURTH, S. VERGARA et B. DUPAUTEX

Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, Versailles (Seine et Oise).

SOMMAIRE

Une collection de blés d'Éthiopie à 28 chromosomes a été étudiée à Versailles.

La position botanique assez particulière de ces *Triticum* est l'objet d'une discussion. Ils paraissent primitifs par certains caractères, notamment la grande variabilité des formes et leur pigmentation anthocyanique. A ce sujet, un cas de métaxénie a été mis en évidence.

Par ailleurs ils montrent une convergence avec les blés tendres aux points de vue morphologique et chromosomique.

L'intérêt des blés de ce groupe réside spécialement dans la présence, chez certains d'entre eux, d'aptitudes utiles pour le sélectionneur. On y a mis en évidence une résistance à *Cercosporella herpotrichoides* et à *Puccinia graminis* au stade plantule et au stade adulte.

La résistance à *Puccinia graminis* s'est avérée liée physiologiquement à la possibilité de synthétiser l'anthocyane.

La possibilité d'utiliser les blés d'Éthiopie en croisement avec le blé tendre est envisagée et discutée.

INTRODUCTION

De nombreuses prospections ont été faites depuis quelques décades dans les régions d'où le Blé semble originaire, afin d'y rechercher les formes primitives susceptibles d'avoir conservé un potentiel génétique perdu par la sélection des espèces améliorées.

Étayés par les études cytogénétiques qui ont pu être faites sur le genre *Triticum* L., ces travaux ont permis d'en préciser peu à peu la botanique évolutive. C'est un

genre très diversifié, dont on découvre parfois encore de nouvelles formes décrites comme espèces, par exemple : *T. urartu* TUM., trouvé par TUMANIAN en Arménie (1938), *T. Zukhovskyi* MEN. et ER., découvert par ZUKHOVSKY en Géorgie (1957), *T. ispahanicum*, découvert par ATAÏ, récolté par VIENNOT-BOURGIN en Iran décrit par HESLOT en 1958, et probablement originaire d'Arménie.

Or ces prospections ont porté davantage sur le Moyen-Orient ; l'Éthiopie, plus difficile d'accès, est restée moins explorée. Pourtant dès 1931 VAVILOV en avait signalé la richesse botanique et n'hésitait pas à en faire un des berceaux des blés à 28 chromosomes. C'est aussi le centre, ou un des centres d'origine de plusieurs autres plantes cultivées : le Lin, le Pois, la Lentille, le Carthame, le Cresson alénois, etc.

Cependant quelques auteurs contestent la valeur botanique de *T. aethiopicum* en tant qu'espèce vraie. SINSKAYA (1954) et récemment GÖGKÖL, citée par KUCKUCK (1962), refusent même d'y voir une espèce primitive. Leur argument est que ces blés sont cultivés, et qu'il n'a pas été possible de trouver en Éthiopie des *Triticum* sauvages.

Il est certain que l'homme, en faisant du blé une culture vivrière depuis la plus haute antiquité, a effectué un brassage des diverses espèces, dont il a transporté les semences à travers toutes les migrations de son histoire.

Le présent mémoire n'apporte qu'une contribution limitée à ce problème de botanique évolutive. Il se limite à des observations faites à Versailles sur une collection de souches d'Éthiopie reçues de divers laboratoires ou jardins botaniques.

Mais ces expériences soulignent la richesse et l'originalité de ce groupe géographique, et mettent en évidence des particularités génétiques, associées à des facteurs nouveaux de résistance aux maladies :

— *Cercosporella herpotrichoides* FRON, agent du piétin-verse, très préjudiciable aux cultures européennes du nord de la Loire ; pour introduire une résistance à ce parasite il fallait faire appel, comme géniteurs, à des genres voisins, *Secale* ou *Aegilops*.

— *Puccinia graminis L.* dont les attaques sévissent gravement dans la plupart des pays. On a déjà un certain nombre de facteurs héréditaires de résistance à la rouille noire, mais il semble qu'il n'ait jamais été fait appel à ceux que nous offre l'Éthiopie.

I. — LES BLÉS D'ÉTHIOPIE A 28 CHROMOSOMES.

Bien qu'ils ne soient pas les seuls, nous limiterons cette étude aux blés éthiopiens à $2n = 28$; ce sont les plus typiques et les plus répandus dans les cultures d'Abyssinie, d'Érythrée, de Somalie et du Yémen.

C'est un groupe éco-morphologique très caractérisé, déjà signalé par PERCIVAL (1921), mais dont les analyses descriptives les plus complètes remontent à VAVILOV (1931) et CIFERRI et GIGLIOLI (1939).

Cultivés dans les steppes de haute-montagne, entre 1 800 et 3 200 m sous le 10e parallèle de l'hémisphère nord, ces blés sont très précoces, de type printemps, avec un port érigé et une grande sensibilité au froid. Le grain est le plus souvent vitreux, même cultivé dans la région parisienne.

Là-bas les semis se font à la fin de juin, l'épiaison a lieu en octobre, après que les terres aient reçu les principales pluies de l'année ; la récolte débute en novembre, la température n'ayant jamais excédé 30°C. Les sécheresses sont rares, et la plante aurait plutôt à souffrir des brouillards d'été (AZZI, 1927). C'est là une des raisons de rechercher dans cette zone une source de résistance aux maladies.

Sur le plan morphologique se rencontre une très grande variabilité de formes. Il y a :

— des formes très semblables au blé tendre, par l'aspect des épis, malgré leurs 28 chromosomes (comme le sont les *T. persicum* de Géorgie) ; on leur réserve d'habitude l'appellation *T. aethiopicum vulgaroides* ;

— des formes plus typiquement « blé dur » ;

— des formes « poulards » à glume raccourcie et parfois genouillée, « inflatum », ce sont les *T. aethiopicum turgidoides* ;

— des formes *dicoccum*, à glume plate et coriace, et à rachis fragile ;

— des formes *polonicum* enfin.

Tous ces types, associés à des *vulgare*, et même à des orges, sont semés, récoltés, et panifiés en mélange, selon des coutumes rurales très archaïques, et depuis des millénaires se créent et se multiplient tous les hybrides naturels possibles (E. ANDERSON, 1961).

En mettant à part les types à 42 chromosomes, sans doute moins anciens, et certains blés durs qui pourraient être d'origine méditerranéenne, les blés d'Éthiopie constituent donc un groupe original, où s'opposent l'uniformité écologique et la diversité morphologique.

Mais il faut souligner que chez un grand nombre d'entre eux se rencontrent des caractères qui n'existent pas ailleurs :

— un coléoptile à plus de deux faisceaux libero-ligneux (de 3 à 6) ;

— le grain violet, à péricarpe anthocyané, déjà connu de PERCIVAL (1921),

— une pigmentation anthocyanique parfois intense dans le coléoptile, les feuilles et, à l'approche de la maturité, la paille et quelquefois l'épi. Nous y reviendrons.

Cette pigmentation violette ne se rencontre que chez les *Triticum* sauvages, *T. beoticum* et *T. dicoccoides*, ou alors chez certains *Aegilops* et leurs hybrides avec les blés. Ce pourrait être un argument en faveur d'une origine primitive des blés d'Éthiopie.

II. — RÉSISTANCE A *Cercosporella herpotrichoides* FRON.

Dans des essais réalisés à Versailles, certains blés d'Éthiopie se sont détachés nettement de toutes les espèces ou variétés étudiées pour la résistance au piétin-verse.

Cette résistance a été mise en évidence au stade plantule (essais en serre) et au stade adulte (essais en champs).

A. — ESSAIS EN SERRE

1°) L'inoculum est constitué par une culture mycélienne de *C. herpotrichoides* développée *in vitro* sur bouillon de pomme de terre, puis finement broyée et mise en suspension dans l'eau.

La technique de contamination, mise au point par J. PONCHET à Versailles, consiste à pulvériser l'agent infectieux à l'apparition de la deuxième feuille, pour observer le degré d'attaque au stade 4 ou 5 feuilles. Pendant toute la durée de l'essai, la température avoisine 10°C et la durée d'éclairement naturel, 8 à 12 heures.

Les lots soumis à l'examen sont disposés en terrines, sous forme d'essais statistiques, par exemple « lattices » de 56 variétés à 3 répétitions. Une parcelle élémentaire comporte une trentaine de plantes. Le degré de sensibilité est évalué par la pénétration du parasite à travers les gaines foliaires, donc par le nombre moyen de feuilles atteintes, rapporté au nombre de feuilles développées.

2°) Dans un essai de janvier-février 1960, où figuraient diverses espèces botaniques, les résultats suivant ont été obtenus (tabl. 1).

TABLEAU I

	Pénétration du parasite (f. atteintes %)	Transformation angulaire ajustée
T. aethiopicum, 3 lignées { de	9,0	2,5
{ à	23,0	15,3
T. fungicidum = (*Persicum* × *Timopheevi*) amphidiploïde	17,7	9,2
T. dicoccoides, 6 lignées { de	32,0	28,1
{ à	38,3	38,5
Capelle témoin	34,5	32,1
T. dicoccum, macha, spelta, 43 lignées { de	33,3	30,2
{ à	77,7	95,4
Plus petite différence significative		11,5

3°) La lignée qui s'est le mieux comportée, après confirmation dans d'autres essais, est *Aethiopicum 1 B* que l'on peut considérer comme presque complètement résistante au stade plantule.

Elle provient d'un lot de semences reçu en 1957 de l'Université de Greifswald en Allemagne orientale, sous le nom de *T. abyssinicum* STEUD.

Cet échantillon était malheureusement hétérogène au départ, et nous en avons tiré :

1 A = *T. aethiopicum nigro-denso-Menelekii*, à grains roux, et à épi blanc bordé de noir, glabre.

1 B = *T. aethiopicum* (sous-espèce non décrite), à grains violets, épi noir et glumes velues.

Le lot *1 B* lui-même présentait une segrégation pour des caractères secondaires, et nous nous sommes attachés depuis à le fixer, sans qu'il ait été possible d'y déceler des différences héritables pour le comportement vis-à-vis du piétin.

4°) Depuis cette date, environ 200 souches de diverses espèces de *Triticum* ont été expérimentées. Aucune n'a présenté une résistance comparable.

Par contre, en octobre-décembre 1960, dans un essai où figurait une trentaine de souches d'Éthiopie (il y en a 47 actuellement au laboratoire), quelques-unes

se sont classées au même niveau que *1 B*. Mais c'est finalement ce dernier qui a été retenu, pour ses aptitudes générales.

5°) Un essai a été établi en février-avril 1960, pour mettre en comparaison *Aethiopicum 1 B*, et le seigle *Petkus* (résistant, comme la plupart des *Secale*) avec pour témoins de blé tendre *Cappelle*, peu sensible, et *Étoile de Choisy* qui l'est beaucoup. Des prélèvements échelonnés ont permis de suivre la pénétration du parasite, que l'on trouvera à la figure 1. Elle procède différemment chez l'*Aethiopicum* et le Seigle.

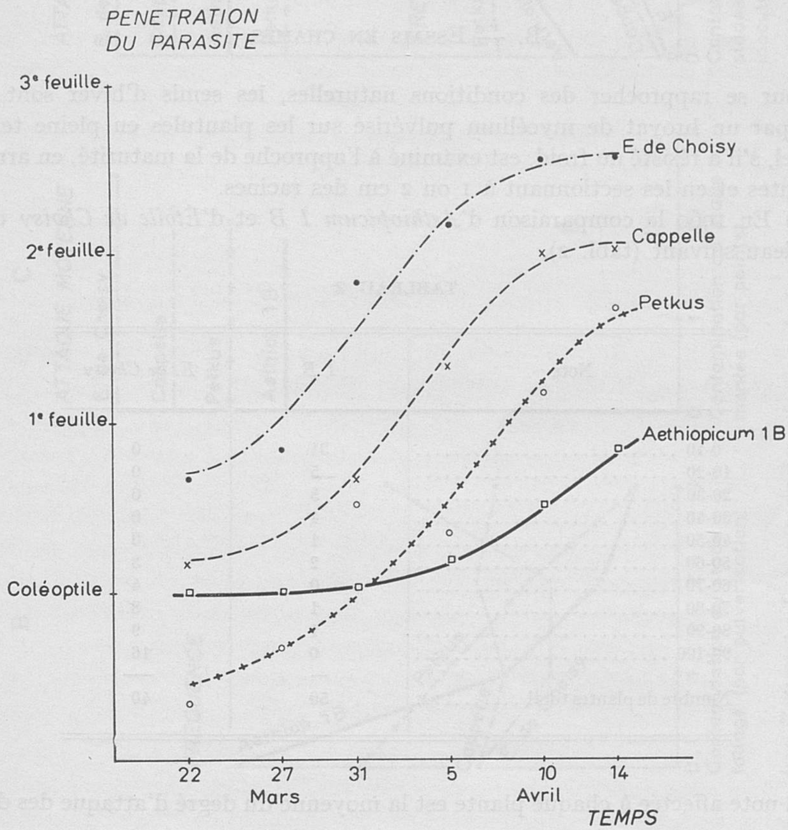


FIG. 1. — *Évolution de* C. herpotrichoides *sur les plantules*

6°) Ces résultats, ainsi que la répartition des plantes contaminées en fonction de leur réaction dans les divers essais, montre que chez 1 B le parasite est arrêté longtemps au coléoptile ou à la première feuille. Il semble qu'il y ait un barrage à ce niveau, que l'on peut contourner dans certains cas :

— lorsque la quantité d'inoculum est excessive ;

— lorsque le mycélium est apporté au contact des parties profondes de la plantule par injection ou blessure ;

— lorsque la plantule est coiffée par un petit tube de verre pendant toute la durée de l'essai ;

— lorsque les jours sont longs et la température élevée, comme c'est le cas dans des essais faits trop tard dans la saison. Alors les blés d'Éthiopie ont un développement rapide, la plantule allonge ses entre-nœuds et devient très sensible, comparativement aux blés d'hiver du type *Cappelle*.

L'expérimentation au stade plantule n'est donc peut-être pas suffisante pour prouver que la résistance d'*Aethiopicum 1 B* permet de résoudre génétiquement le problème de la lutte contre le piétin.

B. — Essais en champs

Pour se rapprocher des conditions naturelles, les semis d'hiver sont contaminés par un broyat de mycélium pulvérisé sur les plantules en pleine terre. Le matériel, s'il a résisté au froid, est examiné à l'approche de la maturité, en arrachant les plantes et en les sectionnant à 1 ou 2 cm des racines.

1°) En 1960 la comparaison d'*Aethiopicum 1 B* et d'*Étoile de Choisy* conduit au tableau suivant (tabl. 2).

TABLEAU 2

Note	*1 B*	*E. de Choisy*
0-10	31	0
10-20	5	0
20-30	5	0
30-40	4	0
40-50	1	0
50-60	2	3
60-70	0	4
70-80	1	8
80-90	1	9
90-100	0	16
Nombre de plantes total	50	40

La note affectée à chaque plante est la moyenne du degré d'attaque des diverses tiges.

2°) Un autre essai a été effectué en 1961-62 dans l'intention de savoir si la résistance au stade plantule est fugace ou durable, et de préciser la différence de comportement entre *Aethiopicum* et le Seigle.

1 B, Petkus, Cappelle et *Étoile de Choisy* ont été simultanément contaminés selon 4 procédés :

A = contamination de la jeune plantule ;

B = contamination au tallage ;

C = contamination à la montée, en plaçant une goutte d'inoculum sous les gaines en contact directe avec certaines tiges ;

D = A + B + C avec en outre des brins de paille plantés en terre pour assurer un inoculum permanent.

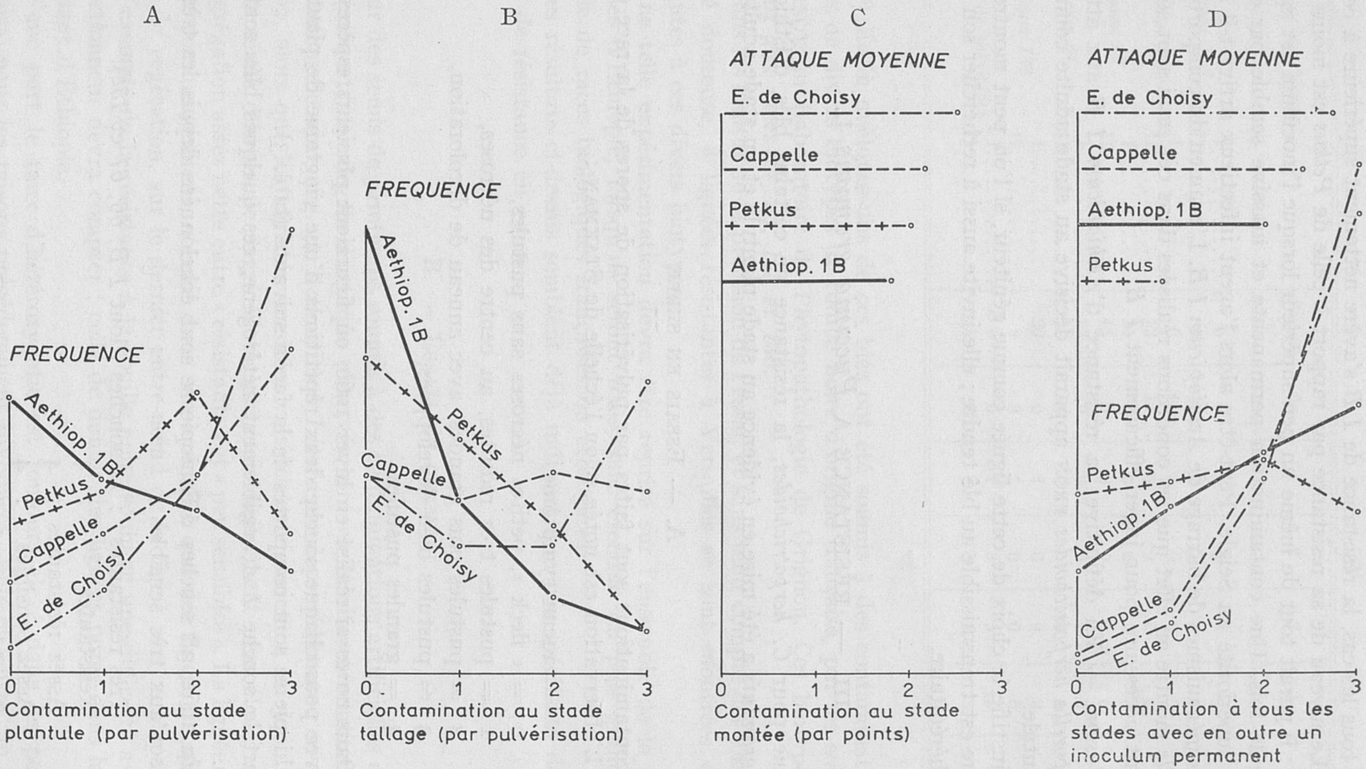


FIG. 2. — *Importance du degré d'attaque par* C. herpotrichoides, *selon le mode de contamination ; observations faites à maturité.*

Les résultats de l'essai (fig. 2) appellent les commentaires suivants :

Dans tous les cas, la résistance de *1 B* s'avère nettement supérieure à celle de *Cappelle*. Le niveau de sa résistance par rapport à celle de *Petkus* est moins facile à préciser ; il paraît tout de même un peu supérieur lorsque l'inoculum est apporté en une seule fois. Une contamination permanente et massive semble par contre donner la supériorité au Seigle. Peut-être alors l'agent infectieux arrive-t-il à surmonter les mécanismes de barrage de *Aethiopicum 1 B*. L'examen du comportement de *Cappelle* montre en effet que les conditions réalisées dans cet essai sont sévères, ce qui était nécessaire pour juger efficacement *1 B*.

Conclusion. — En définitive, la résistance d'*Aethiopicum 1 B* aux attaques de *Cercosporella herpotrichoides* FRON apparaît décisive au stade adulte comme au stade plantule.

Elle justifie le choix de cette lignée comme géniteur, si l'on peut montrer que le caractère est transmissible au blé tendre ; elle invite aussi à rechercher son déterminisme héréditaire.

III. — RÉSISTANCE A *Puccinia graminis* L.

Comme pour *C. herpotrichoides*, la résistance de certains blés d'Éthiopie à *Puccinia graminis* a été mise en évidence au stade plantule et au stade adulte.

A. — ESSAIS EN SERRE

Les contaminations sont faites par pulvérisation de spores de la race 21 sur plantule. L'observation est notée selon l'échelle de STAKMAN :

0 = aucun symptôme,
0 ; = « fleck », petites nécroses sans pustules,
1 = pustules très réduites, au centre des nécroses,
2 = pustules plus grandes, avec anneau de décoloration,
3 = pustules bien développées,
4 = grandes pustules.

1°) Dans un essai réalisé en hiver 1960, où figuraient plusieurs espèces botaniques, avec pour chaque souche deux répétitions d'une vingtaine de plantes, les Blés d'Éthiopie se sont comportés de la façon suivante (tabl. 3).

A part la souche *1 A*, visiblement hétérogène, ces quelques blés sont donc résistants.

2°) En 1962, 38 souches d'Éthiopie se sont échelonnées depuis les très résistantes jusqu'aux très sensibles :

Très résistantes	:	14 souches (dont *1 B, 66, 67* et *138*).
Résistantes	:	4
Assez résistantes	:	4
Assez sensibles	:	4
Sensibles	:	10
Très sensibles	:	4

TABLEAU 3

Variétés		Note 0	0 ;	1	2	3	4	Total
Aethiopicum 1 A	I..............	0	0	5	15	7	0	27
	II..............	2	1	2	7	9	3	24
Aethiopicum 1 B	I..............	5	14	0	0	0	0	19
	II..............	13	11	0	0	0	0	24
Aethiopicum 66	I..............	24	0	0	0	0	0	24
	II..............	15	9	0	0	0	0	24
Aethiopicum 67	I..............	22	0	0	0	0	0	22
	II..............	18	9	0	0	0	0	27
Aethiopicum 138	I..............	20	0	1	0	0	0	21
	II..............	9	8	1	0	0	0	18
Témoin de sensibilité	I..............	0	0	1	3	3	10	17
	II..............	4	1	0	5	7	3	20

3°) Enfin quelques-uns de ces blés ont été soumis à des contaminations artificielles de divers biotypes de rouille noire d'origine française, par les soins de M. Massenot au Laboratoire de Phytopathologie de Grignon. Ces biotypes appartiennent aux races *14, 25, 133* et *136*.

Dans les limites de la précision de l'essai, et sans tenir compte des lots d'homogénéité douteuse, 8 lignées résistantes à Versailles se sont montrées également résistantes à ces divers biotypes.

Une telle expérimentation devra être reprise sur l'ensemble de la collection des Blés d'Éthiopie, lorsqu'ils seront fixés, puis étendue au plus grand nombre possible de races biologiques françaises ou étrangères.

Les résultats ci-dessus semblent déjà indiquer une non-spécificité des phénomènes de résistance en cause.

B. — Essais en champs

Sur des semis de printemps soumis à des contaminations artificielles de Rouille noire (race 21), les degrés d'attaque observés sont en étroite corrélation avec les observations de serre (fig. 4). *Aethiopicum 1 B* n'a pas dépassé la note 1 en 1961 et 1,5 en 1962, alors que les variétés sensibles voisines atteignaient 4 ou 5.

En semis d'hiver, le degré d'attaque était légèrement plus élevé, mais avec une ségrégation assez nette entre « résistants » et « peu sensibles ». La lignée *1 B-18-16* retenue comme géniteur, n'avait dans son ensemble que des traces de sporulation, en fin de végétation, sur le dernier entre-nœud de la tige.

L'exemple de la résistance à la rouille noire souligne une difficulté avec lequel le sélectionneur devra compter : celle de définir des lignées pures dans le matériel provenant d'Éthiopie.

D'une part le taux d'hétérozygotie est toujours élevé dans les populations originales, pour les raisons précédemment invoquées. Mais en outre, au cours des générations successives de culture généalogique, il semble que la fixation des divers

caractères se réalise plus lentement que dans les lignées hétérozygotes de Blé tendre ordinaire. OEHLER (communication orale) avait déjà remarqué ce fait pour des souches de même origine, et REBISCHUNG pour des populations de *Triticum* iraniens. Enfin des espèces sauvages telles que *T. dicoccoides* récoltées dans leur centre d'origine, Israël ou Syrie, manifestent en pépinière une exubérance de formes plus ou moins instables, que les données classiques de la génétique expliquent imparfaitement.

On devrait alors invoquer un comportement héréditaire particulier, peut-être explicable par le jeu des « linkages » et des jonctions, ou des pénétrances incomplètes, ou alors d'autres mécanismes propres aux populations primitives, sur lesquels il faut bien admettre que nous ne savons encore rien.

C. — CORRÉLATION AVEC LA PIGMENTATION ANTHOCYANIQUE

Dans ce chapitre nous allons montrer que la résistance à la rouille noire des Blés d'Éthiopie paraît associée au métabolisme de l'anthocyane.

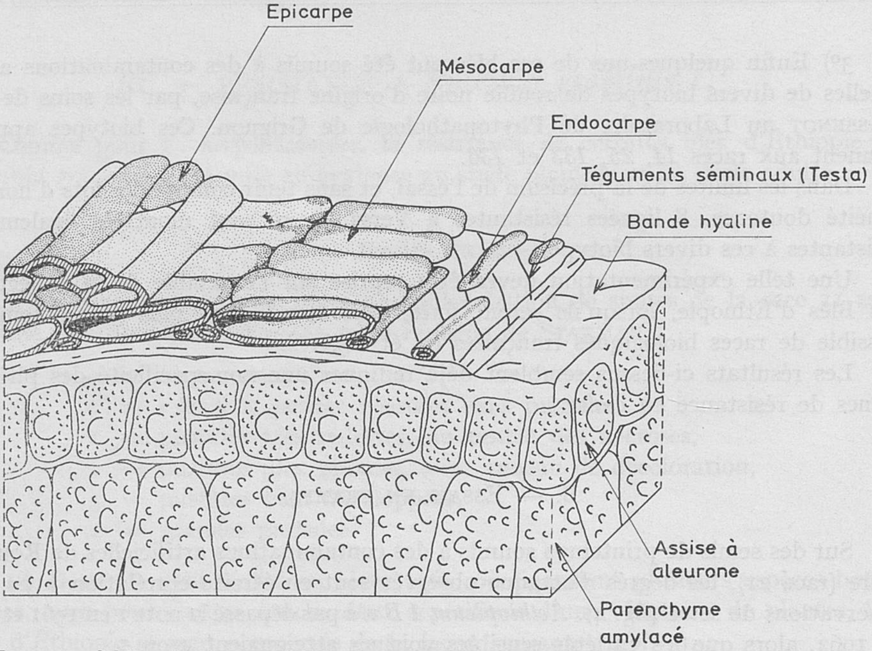


FIG. 3. — *Schéma des tissus périphériques du caryopse, d'après l'observation à la loupe binoculaire. Les zones ombrées indiquent la localisation des pigments anthocyaniques chez les* T. aethiopicum *à grain violet.*

En effet ces blés, comme nous l'avons dit, extériorisent souvent une pigmentation intenses :

1°) Neuf de nos souches ont le grain violet (sous-espèces *nigro-marginatum, arraseita, Shimperi* et *atrato-sanguineum*).

L'observation à la loupe binoculaire (fig. 3) montre que les tissus anthocyanés sont ceux du péricarpe (tissu maternel) et surtout son assise intermédiaire ou mésocarpe. Dans le grain mûr le pigment, préalablement dissous dans le contenu vacuolaire, est séché et tapisse intérieurement les parois cellulaires.

2°) La moitié des lignées manifeste d'autre part une forte coloration du coléoptile, surtout lorsque les plantes ont reçu un éclairage intense.

Cette coloration apparaît quelques jours après la levée et atteint son maximum au début de l'apparition de la deuxième feuille.

La teinte, qui est lilas pourpre, est un peu différente de celle des variétés de blé tendre à coleoptile anthocyané, telle qu'*Étoile de Choisy*.

Pigmentation du grain et pigmentation de la plantule ne sont d'ailleurs pas forcément liées : la souche 510 par exemple a le grain violet et le coléoptile dépigmenté, tandis que les souches 409, 420 ou 507, ont le grain roux ou blanc et le coléoptile anthocyané.

3°) Au cours de la végétation, à partir de la floraison, la plupart des variétés pigmentées au stade plantule, se colorent plus ou moins de pourpre sur les limbes, les gaines, les oreillettes de certaines tiges, puis sur la paille, aux endroits exposés à la lumière.

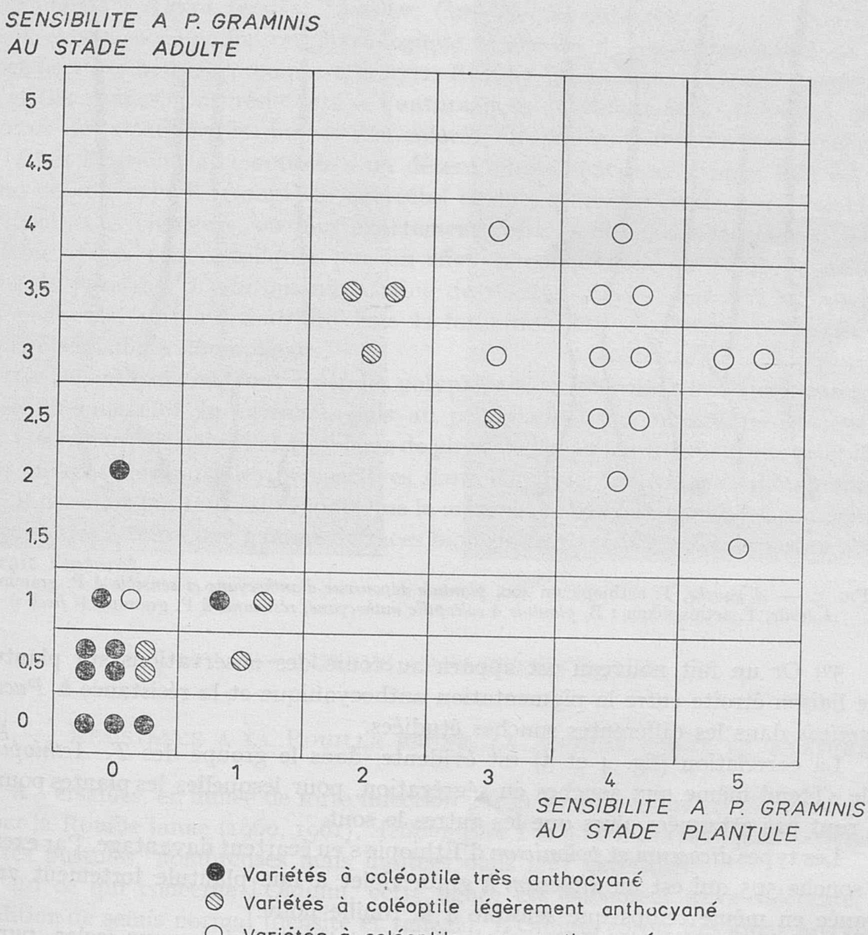


FIG. 4. — *Répartition de 32 souches de* T. aethiopicum *selon la sensibilité à* P. graminis *et la pigmentation de la plantule*

4°) Enfin quatre variétés ont l'épi qui se colore progressivement en violet au cours de la maturité, pour donner en fin de végétation un épi presque noir. Cette coloration est de nature différente de celle qui affecte certaines autres variétés botaniques, *T. persicum* ssp. *fuliginosum*, *T. durum* ssp. *coerulescens* par exemple.

Il est curieux de rapprocher ces faits de ceux que l'on observe sur certaines espèces cultivées de même origine. GUYOT (1942) rapporte que le cresson alénois éthiopien a des graines noir violacé. On trouve aussi dans les collections de Versailles des orges à épi violet foncé et des pois à graines violettes, fleurs rouges et feuilles tachées de pourpre ; ils proviennent d'Éthiopie. Il sera sans doute difficile de trouver une explication satisfaisante à ces étonnantes convergences.

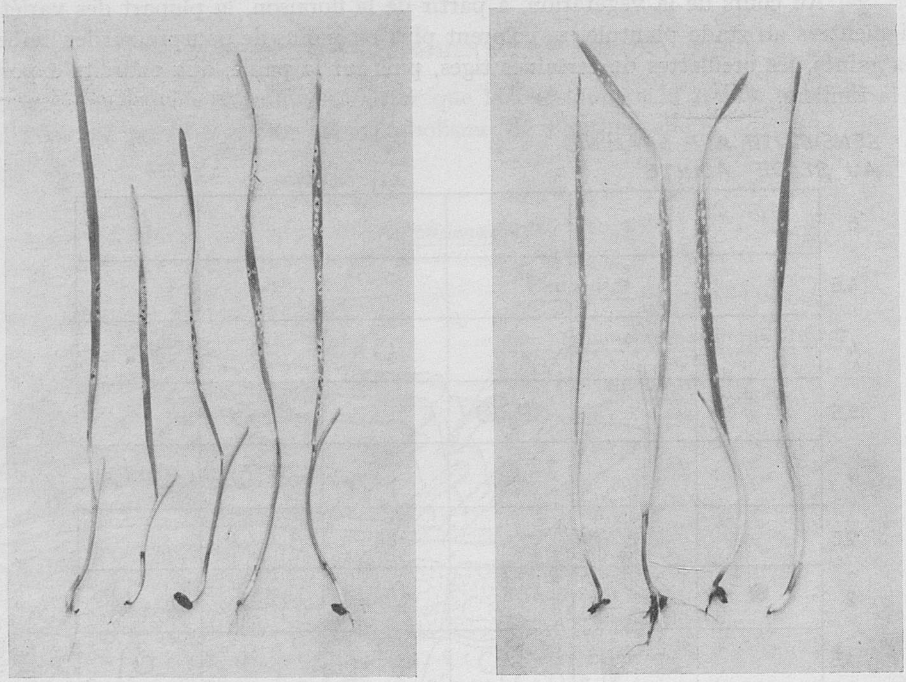


FIG. 5. — *A gauche*, T. aethiopicum 400, *plantule dépourvue d'anthocyane et sensible à* P. graminis. *A droite*, T. aethiopicum 1 B, *plantule à coléoptile anthocyané, résistante à* P. graminis (« *fleck* »)

5°) Or un fait nouveau est apparu au cours des observations sur plantule : une liaison étroite entre la pigmentation anthocyanique et la résistance à *Puccinia graminis* dans les différentes souches étudiées.

La corrélation (fig. 4 et 5) est évidente, dans le groupe des *T. Aethiopicum*. Elle s'étend même aux souches en ségrégation, pour lesquelles les plantes pourpres ne sont pas attaquées alors que les autres le sont.

Les types *dicoccum* et *polonicum* d'Éthiopie s'en écartent davantage. Par exemple la souche 505 qui est un *dicoccum* à grain violet a une plantule fortement anthocyanée en même temps que sensible à la rouille noire.

Des études encore fragmentaires ([1]) ont été entreprises pour isoler, purifier,

[1]) Recherches effectuées par J. P. LOUBARESSE et S. VERGARA.

et identifier la ou les substances responsables de cette coloration chez *Aethiopicum 1 B*. Extraites à l'alcool iso-amylique et soumises à une chromatographie à deux dimensions sur papier (forestal-butanol), elles apparaissent en trois taches distinctes : rouge, rose et jaune.

En chromatographie à une dimension, on trouve trois bandes respectivement rouge, rose et jaune chez *1 B*, rouge, rose et rose chez *Étoile de Choisy*.

La substance responsable de la coloration rouge, après extraction et purification, a montré au spectographe de BECKMAN un pic à 532 mμ., caractéristique du *Pelargonidol*.

Discussion.

La corrélation ci-dessus semble particulière aux blés d'Éthiopie. La plupart des variétés classiques de blé résistantes à *Puccinia graminis* sont en effet dépourvues de pigments : *Kenya farmer, Thatcher, Carleton* par exemple.

L'existence d'une liaison physiologique, si elle est nouvelle chez le blé, ne doit cependant pas nous surprendre. Dès 1931, RIEMAN faisait remarquer que les oignons à écailles rouges sont résistants à l'anthracnose (*Colletotrichum circinans*) et au *Botrytis* qui attaquent les bulbes non colorés. On pourrait citer d'autres exemples.

Chez l'oignon, la coloration a un déterminisme génétique simple. Elle est due à des polyphénols du groupe du quercétol et de ses dérivés (acide pyrocatéchique, catéchol). Ces pigments, ou plus exactement certains de leurs précurseurs, jouent un rôle qu'on peut expliquer par un effet de compétition au cours du métabolisme du parasite. Il y aurait une chaîne de réaction déviée, soit vers la formation des pigments, soit au contraire vers la formation des métabolites nécessaires au développement du champignon.

Or les anthocyanes sont aussi des polyphénols, voisins des précédents, puisqu'on passe du quercétol au catéchol, puis au pélargonidol par réductions successives.

Ces remarques posent un problème de physiologie qui mérite une étude complète ; elles ouvrent de nouvelles perspectives dans l'analyse des relations hôte-parasite.

Il ne serait pas impossible alors que le mécanisme biochimique en jeu commandât la résistance à toute une gamme de races biologiques de rouille noire, ce qui en accentuerait l'intérêt.

IV. — AUTRES CARACTÉRISTIQUES.

A. — RÉSISTANCE A LA ROUILLE BRUNE, LA ROUILLE JAUNE ET L'OÏDIUM

A Versailles, en année de forte infection par la Rouille brune (1958, 1960, 1962) et par la Rouille jaune (1960, 1961), *Aethiopicum 1 B* a subi des attaques modérées : petites pustules, nombreuses mais limitées dans leur extension.

En ce qui concerne l'Oïdium, cette lignée est également assez tolérante, en condition de semis normal (densité et tallage). L'Oïdium forme des amas mycéliens disséminés à la base des tiges, mais l'attaque ne s'étend pas ; les feuilles en sont indemnes, même lorsque les variétés voisines sensibles créent une source d'inoculum intense.

Mais lorsque le semis est trop dense, constituant un peuplement de tiges excessif, les attaques d'Oïdium gagnent le feuillage et peuvent être notées jusqu'à 2,5 ; dans ces conditions les variétés sensibles, à côté, ont la note 4 ou 4,5.

A l'opposé, *Aethiopicum 1 A* ne permet pas à *Erysiphe graminis* de former son mycélium. Le feuillage, par contre, est fortement moucheté de jaune à partir de la montée, et cette décoloration peut aller jusqu'à la disparition complète de la chlorophylle sur presque toute la surface de certains limbes foliaires. La moucheture paraît correspondre à une réaction violente d'hypersensibilité : l'intensité du phénomène, dans les sélections généalogiques *1 A* et de *1 B*, varie en sens inverse de la présence et de l'étendue des tâches d'oïdium. Aussi peut-on considérer *Aethiopicum 1 B* comme tolérant.

D'autres souches d'Éthiopie étudiées à Versailles ont la même aptitude ; elles sont en général plus ou moins anthocyanées, quoique certaines (n° 404 par exemple) soient à la fois très anthocyanées et très sensibles. Par contre les lignées non pigmentées sont toutes sensibles.

Il faudra en tout cas se montrer prudent dans l'analyse des mécanismes physiologiques de défense vis-à-vis des parasites qui pourraient apparaître liés au métabolisme des polyphénols.

B. — Aptitudes physiologiques

Aethiopicum 1 B, comme l'ensemble des variétés d'Éthiopie étudiées ici, s'est montré extrêmement sensible au froid.

En 1961 la température est descendue à — 10°C le 23 décembre ; pas une seule plante n'a subsisté dans des semis faits en automne pour évaluer leur comportement hivernal. Les blés tendres du groupe *Hybride de Bersée* (variété très sensible) n'étaient dans cet essai que très partiellement détruits.

Lorsque les froids sont plus modérés (hiver 1960-1961), les plantes qui échappent au gel ont la végétation caractéristique des blés de printemps précoces : port érigé, faible tallage, feuillage clair, croissance rapide.

Au point de vue de la verse physiologique, les blés d'Éthiopie, qui ont la paille fine quoique ne dépassant guère un mètre de haut, sont dans l'ensemble sensibles à la verse. Il y a pourtant des degrés, et *1 B* n'est pas parmi les plus sensibles, en semis de printemps.

C. — Qualités technologiques (1)

Des moutures d'*Aethiopicum 1 B* ont été expérimentées selon les deux techniques les plus courantes en France : méthode Brabender et méthode Chopin, pour connaître les aptitudes boulangères de ce blé.

Les diagrammes obtenus sont représentés figure 6 : à gauche farinogramme, à droite extensigramme.

Au farinographe de Brabender, il s'avère que la pâte se forme très vite, mais ses qualités plastiques diminuent rapidement. L'hydration requise pour obtenir 500 unités est 60 p. 100.

(1) Recherches effectuées par M. Sarrazin, à l'École Française de Meunerie.

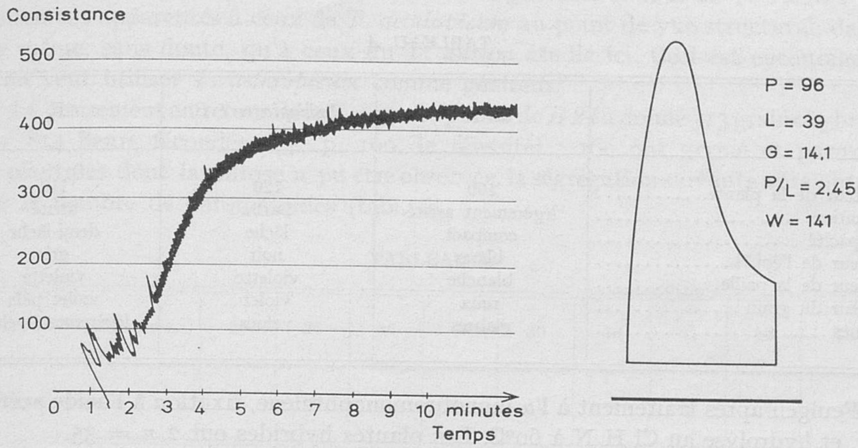


FIG. 6. — *Analyse technologique des moutures de* T. aethiopicum 1 B.
A gauche farinogramme de BRABENDER, *à droite extensigramme de* CHOPIN

A l'extensimètre de CHOPIN, la courbe obtenue montre une ténacité élevée, mais une élasticité très faible, d'où un indice de force boulangère W relativement réduit.

En conclusion, la farine d'*Aethiopicum 1 B* paraît peu propre à la panification, utilisée telle quelle. Mais en croisement avec certains blés français qui ont les caractéristiques extensimétriques inverses, par exemple *Étoile de Choisy* ou certains de ses descendants tels que *B 21*, il doit être possible de sélectionner des descendances transgressives, ayant une bonne valeur boulangère.

V. — COMPORTEMENT DE *T. aethiopicum* EN CROISEMENT.

A. — CROISEMENT AVEC *T. vulgare*

Plusieurs variétés de *T. vulgare* ($2n = 42$) ont été pollinisées, à Versailles, par *T. aethiopicum 1 B*. Ce sont : *Champlein, Hybride B 21, Hybride 81-12, Chinese spring* (lignées monosomiques).

Les plantes F_1 sont vigoureuses et morphologiquement intermédiaires entre les parents (tabl. 4).

Pour le port, la précocité, la résistance à la verse, et l'allure générale du feuillage, elles sont également intermédiaires.

La sensibilité à l'Oïdium de la F_1 est la même que celle de *B 21*. La faible résistance à *P. graminis*, d'autre part, montre que la résistance apportée par l'un et l'autre parent n'ont pas le même conditionnement génique ; la plantule de l'hybride est moins fortement anthocyanée que celle de *T. aethiopicum 1 B* ; quant au comportement vis-à-vis de *C. herpotrichoides*, il n'a pas été observé en F_1.

La F_1 a d'autre part été étudiée au point de vue cytologique.

Les examens en mitose sont faits par écrasement des pointes de racine colorées

TABLEAU 4

	B. 21	Aethiopicum 1 B	F_1
Hauteur de la plante	100	120	110
Aristation	légèrement aristé	barbu	aristé
Compacité	compact	lâche	demi-lâche
Couleur de l'épi	blanc	noir	gris
Couleur de la paille	blanche	violette	violette
Couleur du grain	roux	violet	violet pâle
Glumes	glabres	velues	légèrement velues

au Feulgen après traitement à l'α-monobromonaphtalène, fixation à l'acide acétique pur, et hydrolyse au Cl H N à 60°C. Les plantes hybrides ont $2n = 35$.

La méiose est observée au carmin acétique, sur des anthères fixées au Carnoy. On a analysé la métaphase I sur 50 cellules pour chacun des deux croisement suivants :

T. vulgare B 21 × *Aethiopicum 1 B.*

T. vulgare B 21 × *T. durum* « Baladi du Hakkar ».

La comparaison de ces deux hybrides est présentée au tableau 5.

L'un comme l'autre obéissent au schéma :

$$ABD + AB \rightarrow AABBD = 7_I + 14_{II}.$$

La formation de grains hybrides était toutefois moins abondante avec *T. aethiopicum*, qu'avec *T. durum* typique : 2 p. 100 des fleurs fécondées, contre 10 p. 100 environ.

TABLEAU 5

F_1	Univalents	Bivalents			Trivalents	Quadri-valents
		Totaux	Droits	Anneaux		
T. vulgare × *T. aethiopicum*						
Moyenne sur 50 cellules	7,04	13,82	2,24	11,58	0,08	0,02
Extrêmes	5-9	12-15	0-6	8-14	0-1	0-1
Écart-type	0,134	0,074	0,134	0,184		
T. vulgare × *T. durum*						
Moyenne sur 50 cellules	7,56	13,52	2,44	11,08	0,08	0,04
Extrêmes	5-13	11-15	0-7	8-14	0,1	0-1
Écart-type	0,255	0,140	0,234	0,233		

La présence de trivalents prouve une certaine affinité entre les chromosomes du génome D et ceux de A ou B. On peut évaluer cette affinité à 1,14 p. 100 dans les deux cas. Les quadrivalents sont dus à une certaine homologie entre A et B.

Par contre, il y a un léger déficit d'appariement entre chromosomes semblables : 0,43 p. 100 dans le premier hybride, 2,28 p. 100 dans le second, qui montre par ailleurs un pourcentage légèrement plus élevé d'associations à un seul chiasma.

En autofécondation, la F_1 a fourni 10,5 grains par épi dans le premier cas et 4,5 seulement dans le deuxième cas.

La conclusion est que les chromosomes des génomes A et B de *T. vulgare* sont étroitement apparentés à ceux de *T. aethiopicum* au point de vue structural, davantage même, sans doute, qu'à ceux du *T. durum* étudié ici. Ceci est encourageant, si l'on veut utiliser *T. aethiopicum* comme géniteur.

Le croisement en retour de la F_1 avec du pollen de *B 21* a donné 313 grains hybrides, pour 814 fleurs fécondées (38 p. 100 de réussite) ; 160 ont germé et parmi les 108 plantules dont la mitose a pu être observée, la ségrégation suivante a été obtenue pour le nombre de chromosomes (tabl. 6).

TABLEAU 6

Nombre de chromosomes ..	35	36	37	38	39	40	41	42	Total
Nombre de plantes	16	20	21	28	14	7	2	0	108

Comme dans tous les cas analogues étudiés chez le blé, ces chiffres prouvent :

1°) Une répartition aléatoire des chromosomes du génome D,

2°) L'élimination de 31,4 p. 100 d'entre eux au cours de la méiose ♀ (en supposant que la ségrégation des zygotes représente exactement la ségrégation des gamètes ♀, c'est-à-dire qu'il n'y ait pas de fécondation préférentielle).

Au cours des recroisements successifs avec le parent *T. vulgare* alternées ou non avec des générations d'autofécondation, le nombre de chromosomes doit tendre progressivement vers $2n = 42$, selon les mécanismes établis par WATKINS (1924), KIHARA (1921) etc.

De la sorte, à partir du premier recroisement, la sélection peut se faire sans contrôle cytologique.

Au contraire l'autofécondation seule répartit les descendances en un groupe qui tend vers $2n = 42$ et un groupe, numériquement plus important, qui tend vers $2n = 28$.

L'hybridation envisagée ici ayant pour but d'introduire quelques caractères nouveaux chez des blés tendres déjà améliorés, c'est la méthode des recroisements qui est à préconiser.

Elle est compliquée du fait que les caractères intéressants de *T. aethiopicum 1 B* ne sont pas dominants, et le choix des plantes-mères ne peut se faire que sur leur descendance en autofécondation.

B. — Autres croisements. Phénomène de métaxénie.

T. aethiopicum 1 B a pu être aussi croisé avec :

Aegilops squarrosa (génome D) $14 + 7 \rightarrow 21$

Aegilops ventricosa (génomes D M) $14 + 14 \rightarrow 28$

et ainsi qu'avec *T. aethiopicum* 400.

Ce dernier croisement, intra-spécifique, était destiné à confirmer la corrélation entre la résistance à la Rouille noire et la présence d'anthocyane dans la plantule.

Toutefois, ou cours de l'année où l'hybridation a été réalisée (1962), un phéno-

mène inattendu s'est manifesté, à savoir un cas typique de *métaxénie*, intéressant la pigmentation du grain.

La métaxénie (Swingle, 1928) est le phénomène par lequel une plante fécondée par un pollen étranger porte des fruits dont le phénotype est influencé par le génotype du pollen.

Dans le cas du Blé, les téguments externes du caryopse sont des tissus maternels homologues du péricarpe. Ce péricarpe est pigmenté chez *Aethiopicum 1 B*, non chez *Aethiopicum 400*.

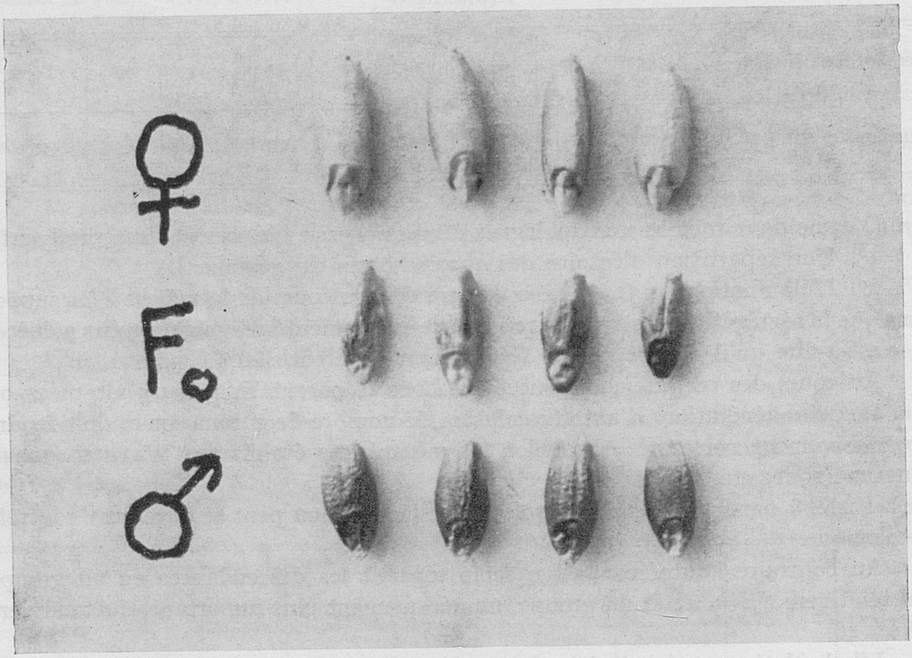


Fig. 7. — *Métaxénie dans le croisement* T. aethiopicum 400 (*en haut*) *par* T. aethiopicum 1 B (*en bas*) *Noter l'anthocyane sur les téguments du caryopse hybride* (*au centre*)

Or un épi d'*Aethiopicum 400* fécondé par du pollen d'*Aethiopicum 1 B* porte des grains irrégulièrement tachés de violet (fig. 7). Cette pigmentation est, comme chez le parent ♀, localisée aux assises du péricarpe, qui subissent l'influence biochimique de l'embryon hybride sous-jacent.

Ce phénomène de métaxénie, qui n'est pas fréquent, et dont l'existence même avait été mise en doute, a été retrouvé dans les divers croisements réalisés à Versailles où *Aethiopicum 1 B* était pris comme pollinisateur, mais pas toujours aussi nettement. Tel est notamment le cas de l'hybride *B 21* × *1 B*.

CONCLUSION

Malgré les nombreuses prospections faites dans les centres d'origine, il reste des groupes de *Triticum* dont le potentiel génétique est resté mal connu. Les blés d'Éthiopie sont de ceux-là. Le présent mémoire aura mis en lumière certaines de leurs aptitudes.

Au point de vue systématique, il est difficile de les enfermer dans le cadre rigide des espèces et sous-espèces, comme les auteurs russes de l'École de VAVILOV ont essayé de le faire (FLAKESBERGER, 1939). Ces auteurs les répartissent ainsi :

T dicoccum (SCHRANK) SCHÜBL. ssp. *abyssinicum* VAV.

T. polonicum L. ssp. *abyssinicum* (STEUD) VAV.

T. abyssinicum VAV. S. L. ssp. *turgidoides* FLASKSB, T. *abyssinicum* VAV. S. L. ssp. *vulgaroides* FLASKSB.

Dans ce dernier groupe, ceux que nous avons étudiés recouvrent en fait toute une gamme qui va depuis les plus typiques, riches en anthocyane et morphologiquement convergents avec le blé tendre, jusqu'à des blés qu'on serait tenté de rattacher à *T. durum* par leur ressemblance avec ceux que l'on connaît. En bas de l'échelle se trouvent quelques souches qui pourraient être de simples blés durs d'importation.

On pourrait convenir de considérer comme typiques les blés qui ont, soit l'aptitude à synthétiser l'anthocyane, jointe à la résistance à la Rouille noire, soit la résistance au piétin-verse, soit encore un coléoptile à plus de deux faisceaux libero-ligneux, ou *à fortiori* plusieurs de ces caractères.

Il devrait alors être légitime d'y joindre les types *dicoccum*, *polonicum* et *turgidum* pour ne pas donner trop d'importance à des caractères morphologiques qui frappent l'œil mais peuvent être de simples mutations illustrant la théorie de variations parallèles, au détriment d'une différenciation évolutive et écologique sans doute plus fondamentale. Ainsi serait révisée la délimitation de l'espèce *T. aethiopicum* JACUBZ.

On trouve dans cette espèce des caractéristiques particulières qui la rapproche de certaines espèces primitives. On y trouve par ailleurs une convergence avec *T. vulgare* qui porte non seulement sur certains aspects morphologiques mais aussi sur la structure chromosomique.

Mais surtout ce mémoire aura permis de mettre en évidence quelques aspects du potentiel génétique de l'espèce en question. Parmi les facteurs héréditaires originaux qu'on y trouve, certains doivent retenir l'attention du sélectionneur en quête de nouveaux géniteurs.

La résistance au piétin-verse figure parmi ces facteurs. C'est la première source qu'on ait trouvé chez les *Triticum* ; il reste à en définir le mécanisme.

Cette espèce offre en outre une source nouvelle de résistance à la Rouille noire. L'utilisation de cette source doit être liée à l'étude de son comportement vis-à-vis des divers biotypes répandus dans le monde. La base physiologique de ce type de résistance est susceptible d'apporter quelques nouvelles données sur les phénomènes de relation hôte-parasite.

Enfin d'autres aptitudes des blés d'Éthiopie devront être analysées de près : résistance à d'autres maladies cryptogamiques, valeur technologique qui peuvent être un appoint utile dans l'amélioration génétique de nos variétés cultivées.

Reçu pour publication en décembre 1962.

SUMMARY

GENETICAL CHARACTERISTICS OF SOME ETHIOPIAN *Triticum* RESISTANT TO *C. herpotrichoides* AND *P. graminis*

A collection of 28-chromosome Ethiopian wheats was studied at Versailles.

Discussion centred on the unusual botanical status of these *Triticum.* They appear as primitive forms, on account of certain characteristics, namely, their great variability for morphological characteristics and their anthocyanin pigmentation ; in this connection one case of metaxenia was observed.

Moreover, from the points of view of morphology and chromosomes they showed some evidence of a convergent evolution towards the common wheats.

The main interest in these types of wheat lays in the advantages some of them offered for breeding work. Resistance to *Cercosporella herpotrichoides* and *Puccinia graminis* was detected at seedling- and further stages.

It was established that resistance to *Puccinia graminis* was physiologically related with the ability to synthetize anthocyanin.

The possibility of utilising these Ethiopian wheats in a programme of crosses with common wheats was considered and discussed.

ZUSAMMENFASSUNG

GENETISCHE CHARAKTERE EINIGER GEGEN *C. herpotrichoides* UND *P. graminis* RESISTENTEN ÄTHIOPISCHEN *Triticum*

Es wurde in Versailles eine Kollection Äthiopischer Weizentypen mit 28 Chromosomen untersucht.

Die etwas eigentümliche botanische Stellung dieser *Triticum* ist noch umstritten. Einige Charaktere, insbesondere die grosse Variabilität ihrer Formen und ihr Anthozyan-Gehalt, lassen sie als primitive erscheinen. In dieser Hinsicht wurde ein Fall von Metaxenie festgestellt.

Anderseits zeigen sie, was ihre Morphologie und ihre Chromosomen anbelangt, eine Konvergenz mit den gemeinen Weizen an.

Das Interesse für diese Weizen-Gruppe liegt vor allem darin, dass einige Formen und Typen für den Züchter von Vorteil sind : Resistenz gegen *Cercosporella herpotrichoides* und *Puccinia graminis*, am Anfang der Entwicklung sowie später.

Die Resistenz gegen *Puccinia graminis* erwies sich als physiologisch gebunden and die Möglichkeit das Anthozyan zu synthetisieren.

Es ist beabsichtigt und steht noch in Erörterung, ob es möglich ware, die Äthiopischen Weizenarten durch Kreuzung mit gemeinen Weizen zu verwenden.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANDERSON E., 1961. The analysis of variation in cultivated plants with special reference to introgression. *Euphytica*, **10**, 79-86.

AZZI G., 1927. *Le climat du Blé dans le monde.* Institut International d'Agriculture, Rome, 1161 p.

CIFERRI R., GIGLIOLI G. R., 1939. *I cereali dell'Africa Italiana I.* Regio Istituto Agronomico per l'Africa Italiana, Firenze, 298 p.

FLAKSBERGER K. A., et *al.*, 1939. *Détermination des vraies céréales.* (Trad. ROUSSINE-CHEVALIER.)

GUYOT A. L., 1942. *Origine des plantes cultivées.* Presses universitaires de France, Paris. 126 p.

KIHARA H., 1921. Cytologische Studien bei einigen Getreidearten III. Über die Schwankungen der Chromosomenzahlen bei den Spezies bastarden der Triticum-Arten. *Bot. Mag. Tokyo,* **35**, 19-44.

KUCKUCK H., 1962. Vavilov's Genzentrentheorie in hentiger Sicht. 3e *Congrès Eucarpia,* Paris (sous presse).

PERCIVAL J., 1921. *The wheat plant, a monograph.* Duckworth and Co, London, 463 p.

RIEMAN G. M., 1931. Genetic factors for pigmentation in the Onion and their relation to disease resistance. *J. Agric. Res.,* **42**, 251-278.

SINSKAYA E. N., 1954. Origine du blé. *Problèmes de Botanique,* II, 5-73. Académie des Sciences de l'U. R. S. S. Moscou-Léningrad (Trad. ROUSSINE-CHEVALIER).

SWINGLE W. T., 1928. Metaxenia in the date palm. *J. Hered.,* **19**, 257-268.

VAVILOV N. I., et *al.,* 1931. Les blés d'Abyssinie et leur place dans la systématique générale des blés. *Trudi po Prikl. Bot.,* Suppl. 51, in : Selected Writings of Vavilov N. I., 1949/50, Chronica Botanica, 13, *Walthan Mass. U. S. A.,* 364 p.

WATKINS A. E., 1924. Genetic and cytological studies in wheat, I. *J. Genet.,* **14**, 129-171.

Ann. Amélior. Plantes, 1963, **13** (1), 27-49.

INFLUENCE DES FACTEURS DU MILIEU SUR L'EXPRESSION DE LA SEXUALITÉ DU CHANVRE MONOÏQUE (*Cannabis sativa L.*)

I — ACTION DU CYCLE PHOTOPÉRIODIQUE

M. ARNOUX

avec la collaboration technique de H. BLAYAC et J. C. GAILLARD (1)

Station d'Amélioration des Plantes, Centre de Recherches agronomiques du Midi, École nationale supérieure agronomique, Montpellier (Hérault)

SOMMAIRE

L'influence du cycle photopériodique sur l'expression de la sexualité du Chanvre monoïque est éprouvée au cours de diverses expériences réalisées en plein champ et en serre sur deux populations différentes. Les observations recueillies confirment et précisent l'importance du rôle que joue ce facteur dans la détermination du phénotype sexuel sous lequel s'exprime une population de chanvre monoïque : on constate en effet une « féminisation » de ce phénotype d'autant plus importante que la durée quotidienne du jour est plus courte. Cependant l'action du cycle photopériodique n'intervient pour déterminer l'expression de la sexualité que pendant une brève période de la vie de la plante, de l'ordre d'une dizaine de jours, semble-t-il, variable en position selon les populations, mais toujours située dès les premiers stades de végétation, au cours de l'âge juvénile.

INTRODUCTION

Le chanvre, *Cannabis sativa* LIN. est dioïque et présente en moyenne une proportion sensiblement égale de plantes mâles et femelles (fig. 1 et 2).

La sélection récente de formes nouvelles, caractérisées par un état monoïque, représente dans le domaine agronomique une amélioration indubitable du matériel dioïque ancien. Cette amélioration a d'autant plus d'importance qu'elle coïncide

(1) Techniciens de la Fédération Nationale des Producteurs de Chanvre.

Il nous est particulièrement agréable d'adresser ici à cet organisme, nos plus sincères remerciements pour l'aide matérielle et le concours technique qu'il ne cesse d'apporter à nos travaux.

avec un retour de l'intérêt autrefois porté au Chanvre par l'industrie textile, de même qu'avec l'apparition d'un débouché nouveau pour cette espèce : l'utilisation de ses tiges pour la fabrication de pâtes à papier.

Mais l'obtention et la fixation de ces formes nouvelles présentent un certain nombre de difficultés inhérentes à un taux d'allogamie élevé ainsi qu'à une connaissance insuffisante du mécanisme génétique de la détermination du sexe. Elles se



FIG. 1. — *Chanvre dioïque — Plante mâle en floraison*

heurtent de plus aux profondes modifications que les facteurs du milieu apportent au phénotype sexuel d'un génotype monoïque donné.

Parmi ces facteurs, *la nature du cycle photopériodique, la température* et ses variations quotidiennes, la *nutrition minérale* et en particulier la richesse du sol en éléments azotés, sont les plus couramment cités. Cependant leur influence respective de même que leur action commune sur la physiologie de la reproduction du Chanvre, et notamment sur l'expression de la sexualité des formes monoïques, sont encore assez mal définies ; il est indispensable de les vérifier et de les préciser pour entreprendre et mener à bien des travaux de génétique et de sélection sur cette espèce.

L'étude de ces différents facteurs ne devrait pas être dissociée car il est bien évident que les réactions de la plante seront induites par l'ensemble des conditions du milieu de végétation. Mais les exigences techniques d'une telle étude d'une part, l'intérêt que présente la recherche du rôle joué par chacun d'eux d'autre part, nous ont conduit à les considérer tout d'abord séparément. Ce mémoire a pour objet de rapporter les premiers résultats des travaux entrepris dans ce domaine : ils concernent *l'action du cycle photopériodique sur la mise à fleur et le phénotype sexuel des formes monoïques de chanvre.*

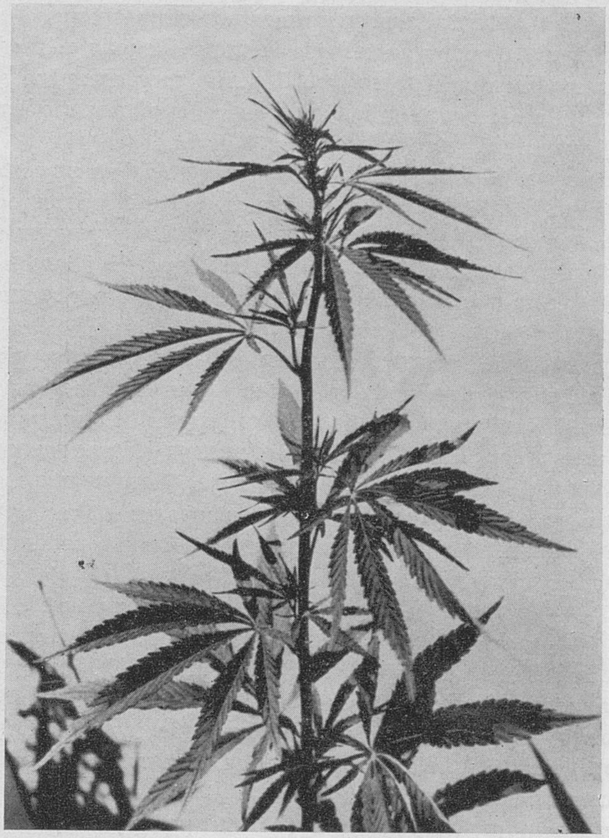


FIG. 2. — *Chanvre dioïque — Plante femelle en floraison*

DONNÉES BIBLIOGRAPHIQUES

Dès la fin du XIX^e siècle, plusieurs auteurs font mention d'anomalies constatées soit dans le rapport des sexes soit dans l'organogénèse des fleurs de plantes de chanvre dioïque ayant végété le plus souvent dans des conditions de milieu différentes de celles d'une culture normale ; la plupart de ces auteurs en recherchent la cause dans la nature du sol et sa richesse en éléments fertilisants : MOLLIARD (1897), STRASBURGER (1900), LAURENT (1903).

Puis, à partir de 1910 et au cours des années suivantes, un Français, TOURNOIS, réalise un certain nombre d'observations qui vont considérablement modifier l'orientation des recherches. Travaillant tout d'abord sur le Houblon, TOURNOIS (1911) constate que lorsque cette espèce est cultivée en hiver, sous châssis, les différentes phases de son développement ont une durée réduite et finalement la mise à fleur est nettement plus hâtive que dans les conditions d'une culture normale d'été. Il reprend ses expériences au cours des hivers suivants, les étend au Chanvre, et observe à nouveau une réduction importante de la durée des diverses phases du développement de ces deux espèces ainsi qu'une mise à fleur précoce.

Après un certain nombre de vérifications, comprenant notamment des cultures comparées d'hiver et d'été et l'obscurcissement de ces dernières, TOURNOIS élimine toutes les conditions de milieu autres que la durée du jour et rend cette dernière responsable des modifications observées. Il décrit ce phénomène sous le nom de « progénèse » (1912) et découvre en fait, le premier, le photopériodisme que GARNER et ALLARD expliqueront plus tard (1920).

Au cours de ses expériences, TOURNOIS constate également certaines anomalies dans l'organogénèse florale des individus ayant végété en jours courts ; il observe notamment l'existence de fleurs mâles présentant un degré plus ou moins élevé d'hermaphroditisme, phénomène qui diminue et disparaît dans les longs jours de l'été. Il considère enfin que la lumière agit beaucoup plus par sa durée que par son intensité.

Après les travaux de GARNER et ALLARD, différents auteurs ont recherché dans les variations du cycle photopériodique les causes des modifications du « sex-ratio » chez le chanvre dioïque. SCHAFFNER, de 1919 à 1931, vérifie les résultats de TOURNOIS et aboutit aux mêmes conclusions. Puis MC PHEE (1924), BELOVITSKAYA et GRECHUKHIN (1939), VON SENGBUSCH (1952), PETIT (1952), BORTHWICK et SCULLY (1954), publient les résultats des recherches qu'ils ont entreprises sur ce sujet. Bien que leurs conclusions ne soient pas toujours concordantes on peut cependant en dégager les principales données suivantes :

— le chanvre est une « plante de jour court »,

— le jour court intervient pour modifier le rapport des sexes en faveur du sexe femelle : il « féminise » l'individu. Il conditionne également certaines anomalies dans l'organogénèse des fleurs et notamment des fleurs mâles, qui montrent alors un état hermaphrodite, « intersexué », plus ou moins caractérisé.

PETIT (1952) indique que la durée du jour n'agit pour modifier le phénotype sexuel qu'au moment de la floraison.

Les formes monoïques ont été étudiées surtout par le professeur VON SENGBUSCH (1952) ainsi que par BORTHWICK et SCULLY (1954). Le professeur VON SENGBUSCH constate, au cours de travaux réalisés en serre, que les jours courts de l'hiver inhibent l'expression mâle d'un génotype monoïque qui présente alors un phénotype sexuel entièrement femelle. BORTHWICK et SCULLY obtiennent des résultats qui ne concordent pas toujours avec ceux du professeur VON SENGBUSCH. Mais ces deux chercheurs ont utilisé un matériel F_1 résultant du croisement de phénotypes femelles par des fleurs mâles apparues sur des plantes femelles au cours de leurs essais, c'est-à-dire en fait, des individus monoïques. La nature génétique inconnue de cette F_1 et des parents a donc pu intervenir pour modifier les observations relatives à l'influence propre du cycle photopériodique.

Exposé du problème

L'état monoïque se traduit sur une tige de chanvre par la présence dans sa partie fructifère, d'un nombre élevé de fleurs mâles et de fleurs femelles dans un rapport variable (fig. 3). Selon le professeur Von Sengbusch (1952), ce degré d'expression de l'état monoïque serait sous la dépendance d'allèles réalisateurs du sexe dont la position sur la garniture chromosomique n'a pu être située. Mais selon les données

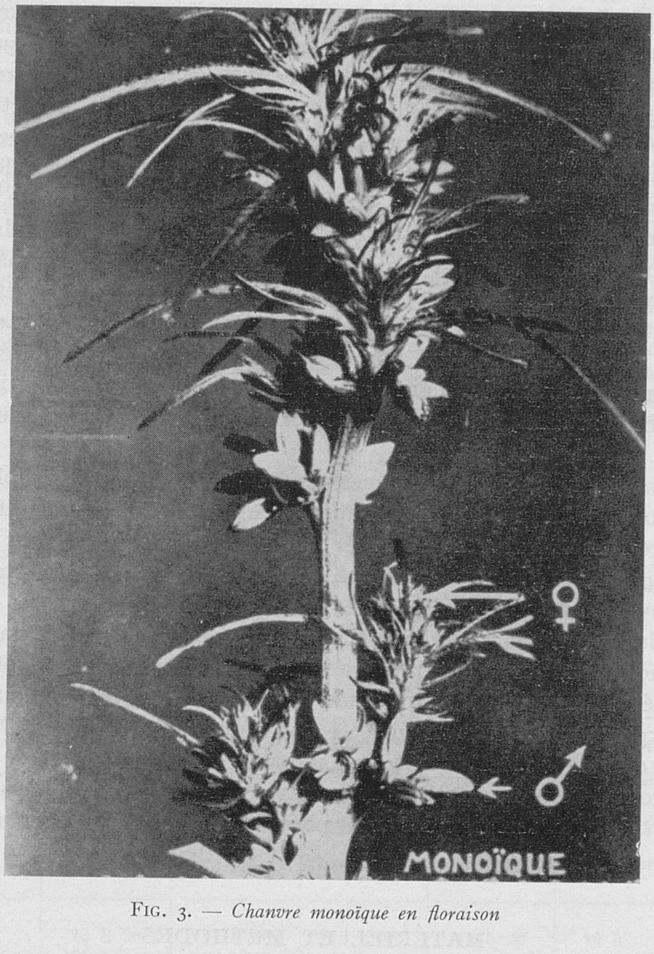


Fig. 3. — *Chanvre monoïque en floraison*

des travaux acquis, la valeur de ce rapport semble pouvoir être modifiée par le cycle photopériodique et ceci d'une façon telle que la nature génétique réelle de l'individu soit, dans certains cas, indécelable pour l'observateur.

Le but de l'étude entreprise n'est pas pour l'instant de définir l'action respective du patrimoine génétique et du cycle photopériodique sur l'expression du sexe d'un génotype donné. Elle a pour dessein seulement de vérifier les informations relatives à l'influence de la photopériode sur l'expression du caractère monoïque. Elle voudrait

également situer les limites et le mode d'action de ce facteur pour fournir au sélectionneur les données dont il a besoin dans la détection des formes adaptées à un milieu donné.

Toutefois, avant d'exposer les résultats obtenus, certaines observations préliminaires doivent être rapportées. En effet, en accord avec la plupart des conclusions émises, nos travaux ont montré que c'est le sexe mâle qui se révèle le plus sensible aux variations du cycle photopériodique et qui est seul susceptible de varier fortement dans son expression.

C'est ainsi que lorsqu'on fait végéter du chanvre dioïque en jour court, d'une durée inférieure à 10 heures par exemple, les femelles ne montrent que très exceptionnellement des anomalies de leurs organes floraux ; les mâles, par contre, présentent un taux élevé de fleurs anormales (jusqu'à 70 p. 100), caractérisées par la présence d'organes femelles plus ou moins développés. Tous les cas peuvent en fait être observés entre la fleur hermaphrodite morphologiquement normale mais stérile, et la transformation partielle d'une seule étamine en un rudiment de style.

Des anomalies identiques existent également chez les fleurs d'individus monoïques placés en jour court : on est toujours alors en présence de fleurs mâles modifiées, les fleurs femelles demeurant inaltérées. Sur un même individu en effet, ces fleurs hermaphrodites sont toujours accompagnées de fleurs femelles et jamais de fleurs mâles. Mais ces déformations ne sont observées que dans la mesure où la plante possède encore des fleurs mâles car le jour court agit d'abord pour en inhiber l'organogénèse et induire ainsi, dans la plupart des cas, un phénotype sexuel uniquement femelle.

C'est donc l'expression du sexe mâle qui se révèle la plus sensible à la nature du cycle photopériodique, et c'est l'importance des variations de cette expression qu'il faut préciser. Il convient de noter que les auteurs considèrent généralement le mâle dioïque comme hétérogamétique, bien que l'existence d'hétérochromosomes chez le Chanvre n'ait jamais été prouvée de façon indubitable.

Étant donné qu'il n'existe pas encore à notre connaissance dans les formes monoïques actuelles, des génotypes fixés pour un rapport sexuel donné, dans des conditions de milieu précises, notre étude ne prendra en considération que la modification d'expression du sexe manifestée par l'ensemble d'une population. Elle ne tiendra pas compte pour l'instant des anomalies de l'organogénèse florale et ses résultats seront interprétés seulement à travers la présence ou l'absence de fleurs mâles, c'est-à-dire, en fonction des seuls phénotypes femelles ou monoïques.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Deux formes de chanvre monoïque ont été simultanément utilisées au cours de cette étude :

1°) *Fibrimon 56* : population obtenue à Hambourg (Allemagne) par le professeur VON SENGBUSCH à la suite de croisements complexes entre types allemands, italiens et turcs. Relativement précoce, à floraison très échelonnée, cette souche arrive normalement au stade pleine floraison sous la latitude de Montpellier, dans des conditions normales de culture, pour un semis réalisé vers le 20 avril, 90 jours environ après sa levée.
Elle présente alors en moyenne : 50 p. 100 de phénotypes sexuels femelles et 50 p. 100 de phénotypes sexuels monoïques.

Parmi ces monoïques, 17 p. 100 environ sont du type I +, (une croix), et 83 p. 100 du type 3 +. (Le professeur VON SENGBUSCH a établi en effet, pour le degré d'expression de la monoécie, une échelle allant de 1 + à 5 + : les types 1 + ont une proportion très élevée de fleurs mâles, alors que chez les types 5 + au contraire, cette proportion est très faible).

2°) *C. 63* : d'origine américaine, génétiquement plus homogène et à floraison beaucoup plus groupée. Nettement plus tardive, elle n'arrive au stade pleine floraison, dans les mêmes conditions que ci-dessus, qu'après 130 jours de végétation environ et présente alors en moyenne : 9 p. 100 d'individus à phénotype sexuel femelle pour 91 p. 100 d'individus à phénotype sexuel monoïque ; à l'intérieur de ces monoïques, 95 p. 100 sont du type 4 à 5 + et 5 p. 100 seulement du type 3 +.

L'action du cycle photopériodique a été étudiée au cours de deux séries d'essais successives dont les résultats seront d'ailleurs exposés séparément et au cours desquelles on a éprouvé l'influence de cycles très différents pour obtenir des variations importantes et indubitables.

Dans la première série, les travaux ont été conduits d'une part en plein champ, dans les conditions d'un milieu normal de culture, d'autre part en serre chaude. En plein champ, on a observé les réactions d'individus issus de semis échelonnés, réalisés chaque mois de janvier à octobre. L'intervalle de temps séparant deux semis a même été réduit à 15 jours de mars à mai, c'est-à-dire pendant l'époque de l'année où le Chanvre peut être normalement semé dans le bassin méditerranéen. Chaque parcelle est représentée par 5 lignes de 5 mètres, espacées de 70 centimètres, avec une densité sur la ligne de l'ordre de 15 plants au mètre linéaire. Les observations ont ainsi porté en moyenne sur 300 plants par traitement.

Du fait de l'échelonnement des semis dans le temps, ces plants ont subi des cycles photopériodiques différents, indiqués dans le tableau 1. Mais ils ont subi également des températures diurnes et nocturnes variables, dont l'action a pu interférer avec celle de la durée du jour quotidienne. Aussi a-t-on conduit parallèlement des essais en serre, où toutes conditions de milieu étant égales, seule la longueur quotidienne du jour a varié grâce à un contrôle artificiel. Raccourcie par l'utilisation de tisssus plastifiés noirs et opaques à la lumière, elle était au contraire complétée selon les besoins par l'emploi de batteries de 10 lampes à fluorescence Philips, TLF. 65 watts « Blanc brillant luxe » fournissant une intensité d'environ 5 000 lux au niveau des apex. Les semis ont également été réalisés en pleine terre, mais tous à la même date, et 150 plants environ par traitement ont été examinés.

TABLEAU I

Durées du jour à Montpellier (48°40 *de latitude*)

Date	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin
5	9 h	9 h 55	11 h 19	12 h 55	14 h 15	15 h 15
15	9 h 13	10 h 26	11 h 51	13 h 20	14 h 37	15 h 23
25	9 h 34	10 h 52	12 h 23	13 h 50	14 h 57	15 h 25

Date	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre
5	15 h 20	14 h 30	12 h 55	11 h 20	10 h	9 h
15	15 h	13 h 57	12 h 20	10 h 50	9 h 40	8 h 53
25	14 h 50	13 h 30	11 h 50	10 h 25	9 h 15	8 h 52

Dans la seconde série d'essais, conçue en fonction des premiers résultats obtenus et dont le protocole sera exposé plus loin, les travaux ont été entièrement réalisés en serre en utilisant les mêmes techniques. Toutefois, étant donné le grand nombre de traitements, les semis ont été effectués en pots contenant chacun 50 plantes environ, ce qui d'ailleurs a permis la réalisation de plusieurs répétitions d'un même traitement.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

a) PREMIÈRE SÉRIE D'ESSAIS (EN PLEIN CHAMP ET EN SERRE)

Le tableau 2 rend compte des observations effectuées en plein champ sur des individus issus de semis échelonnés.

TABLEAU 2

Phénotypes sexuels observés en plein champ à partir de semis échelonnés dans le temps

Dates de semis	*Fibrimon 56* Dates de pleine floraison	*Fibrimon 56* Pourcentage de phénotypes monoïques (1)	*C. 63* Dates de pleine floraison	*C. 63* Pourcentage de phénotypes monoïques (1)
6 janvier (2)	22 avril	26	5 septembre	89
4 mars	10 juillet	36	5 septembre	88
18 mars	15 juillet	36	8 septembre	90
6 avril	20 juillet	38	10 septembre	88
20 avril	30 juillet	52	6 septembre	91
6 mai	30 juillet	62	10 septembre	92
2 juin	20 août	86	15 septembre	100
1er juillet	25 août	82	15 septembre	75
1er août	10 septembre	42	1er octobre	68
6 septembre	15 octobre	20	15 novembre	12
6 octobre	non fleuri (3)	—	non fleuri (3)	—

(1) Tous les autres individus de la population présentent un phénotype sexuel femelle.
(2) Le froid de janvier a retardé la levée ; celle-ci n'a été notée que dans les premiers jours de février alors que par la suite elle est intervenue dans les quinze jours suivant chaque semis.
(3) Les plants issus de ces semis, peu vigoureux, ont été successivement détruits par les gelées de l'hiver, *sans avoir fleuri*, malgré l'existence d'un cycle photoinductif.

Le tableau 3 rapporte les résultats obtenus en serre, où, sur des semis effectués à la même date, le 17 mars, on a testé l'action de quatre cycles photopériodiques différents.

Ces résultats confirment tout d'abord les données bibliographiques relatives à *l'action essentielle* du cycle photopériodique sur le Chanvre, c'est-à-dire à son action *sur la mise à fleur; Fibrimon 56* et *C. 63* se comportent en effet comme deux populations de jour court ou plutôt de nuit longue : ce sont donc, selon CHOUARD (1960), des formes nyctipériodiques. Mais *C. 63*, quelle que soit sa date de semis, ne se met à fleur que lorsque la durée quotidienne de la nuit est supérieure à 11 heures : c'est

une forme nyctipériodique absolue. *Fibrimon 56* au contraire, dont l'hétérogénéité génétique est plus grande, se met à fleur dès que la durée de la nuit est croissante ; elle doit être classée dans les formes nyctipériodiques « préférentes », c'est-à-dire selon CHOUARD, dans la catégorie des plantes dont la « formation d'ébauches florales est d'autant plus rapide que les nuits sont plus longues, pourvu que le minimum trophique d'éclairement soit satisfait ».

TABLEAU 3

Phénotypes sexuels observés en serre sous l'action de cycles photopériodiques différents et artificiellement contrôlés

Durée de l'héméropériode quotidienne	*Fibrimon 56*		*C. 63*	
	Durée levée-pleine floraison en jours	Pourcentage de phénotypes monoïques	Durée levée-pleine floraison en jours	Pourcentage de phénotypes monoïques
10 heures	52	9 (3)	52	7 (4)
12 heures	42	8 (3)	60	25 (4)
Normale (1)	120	52	160	90
16 heures (2)	—	86	—	97

(1) De mars : à juillet pour *Fibrimon 56*, à septembre pour *C. 63*.

(2) Une durée quotidienne de 16 heures inhibe la mise à fleur ; celle-ci a donc été induite artificiellement, après 110 jours de végétation, par réduction à 10 heures de la durée de l'héméropériode : elle intervient alors après 13 jours pour *Fibrimon 56* et 22 jours pour *C. 63*.

(3) Parmi ces types monoïques, 77 p. 100 dans le cas d'une durée de jour de 10 heures, 75 p. 100 dans le cas d'une durée de 12 heures, présentent un état hermaphrodite plus ou moins évolué.

(4) Pour *C. 63* ce même phénomène est constaté dans les proportions respectives de 83 et 84 p. 100

Ces données ont leur importance dans le domaine agronomique. En effet, comme le montre le tableau 2 pour *C. 63* par exemple, une dizaine de jours seulement sépare les dates de pleine floraison de plantes issues de semis s'étalant sur sept mois. Or, toute croissance active cessant avec la mise à fleur, la hauteur des tiges, facteur principal du rendement pour un peuplement donné, sera d'autant plus élevée que le semis est plus précoce comme l'illustre la figure 4. Dans le cas de *C. 63* semé le 18 mars, la hauteur moyenne des plantes était de 330 centimètres à la floraison, alors qu'elle n'était respectivement que de 100 et 50 centimètres pour les semis du 1er juillet et du 1er août. Le semis d'une culture destinée à la production de tiges doit donc être effectué le plus tôt possible, dès que les conditions météorologiques sont favorables.

Par ailleurs, si les essais réalisés en serre permettent d'éliminer le facteur température les essais de plein champ prouvent qu'il intervient également dans l'induction de la mise à fleur, mais d'une façon indirecte. En effet, dans le cas de semis précoces ou tardifs, de janvier ou d'octobre par exemple, malgré l'existence d'un cycle photoinductif (durée de nuit d'environ 14 heures), la mise à fleur ne se fait

qu'après un délai beaucoup plus grand que celui constaté en serre où règne une température moyenne de 15° environ, pour une durée d'éclairement comparable ou même moins longue.

C'est que les basses températures de ces époques de l'année interviennent pour diminuer l'activité photosynthétique et ralentir l'accumulation ou la fabrication de réserves ou de substances sur lesquelles agira le stimulus de la mise à fleur. C'est ainsi que les plantes issues du semis du 6 octobre, en plein champ, n'avaient pas fleuri en janvier, après 90 jours de végétation, avant d'être détruites par le froid.

Mais ces résultats confirment également *l'action secondaire* du cycle photopério-

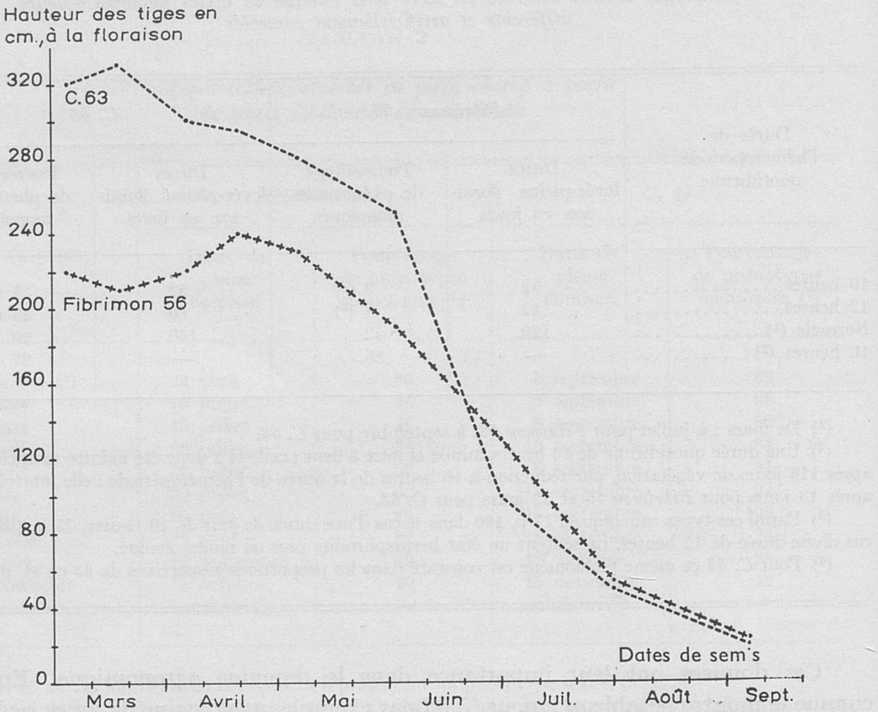


FIG. 4. — *Influence de la date de semis sur la hauteur des tiges de Chanvre*

dique décrite par certains auteurs, c'est-à-dire, dans le cas du Chanvre, son action sur le phénotype sexuel extériorisé par les formes monoïques. Comme le montrent les tableaux 2 et 3, l'expression de la sexualité varie fortement selon les traitements reçus par la plante et les essais effectués en serre permettent d'en attribuer la responsabilité au seules variations des durées quotidiennes d'éclairement et d'obscurité. Le sexe mâle est le plus sensible à ces variations et son expression paraît d'autant plus forte que la durée quotidienne d'éclairement est plus grande. Deux expériences supplémentaires, réalisées également en serre, sur des plantes ayant permis les observations rapportées au tableau 3 le confirment.

En effet, lorsque des individus sont placés en jour court dès leur levée, le taux de monoécie observé à la floraison est de 9 p. 100 pour *Fibrimon 56*, 7 p. 100 pour *C. 63*. Recépés, placés en jours longs de 16 heures, ces mêmes individus repartent

en végétation. Au bout de 60 jours, leur mise à fleur est à nouveau induite : on constate alors la présence de 91 p. 100 d'individus monoïques chez *Fibrimon 56* et de 96 p. 100 chez *C. 63*, soit un rapport sexuel inverse de celui de la première floraison.

L'expérience contraire a également été réalisée : placées tout d'abord en jour long de 16 heures, *Fibrimon 56* et *C. 63* montrent, après induction de leur mise à fleur, 86 et 97 p. 100 de phénotypes monoïques. Recépées, les plantes repartent à nouveau en végétation, émettent des rejets qui sont alors soumis à une durée de jour

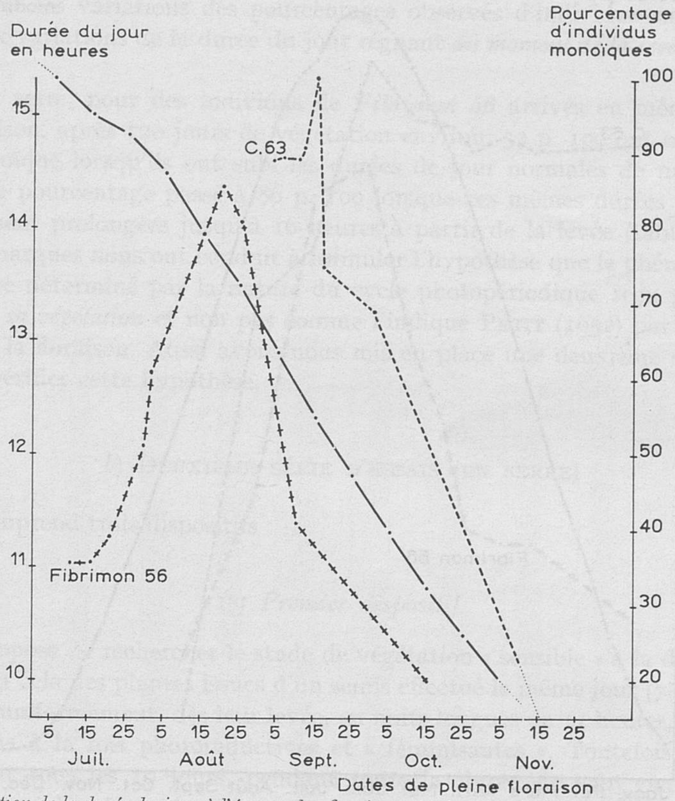


FIG. 5. — *Variation de la durée du jour à l'époque des floraisons échelonnées de* Fibrimon 56 *et de* C. 63 *issues de dates de semis différentes et évolution des pourcentages respectifs d'individus monoïques observés dans ces populations.*

de 10 heures. Leur mise à fleur est rapide et 35 p. 100 seulement des individus pour *Fibrimon*, 24 p. 100 pour *C. 63* sont phénotypiquement monoïques.

Un même individu peut donc au cours de sa vie, exprimer une sexualité différente en fonction de la nature du cycle photopériodique qui agit sur lui, *dans la mesure toutefois où naîtront de nouveaux organes végétatifs*. L'influence d'un cycle donné semble donc ne pas se maintenir pendant toute la durée de la végétation de la plante et le stimulus induit au niveau de l'apex paraît résulter du régime lumineux existant à l'époque de la formation de cet apex. Cette constatation pourrait expliquer les modifications sexuelles décrites par certains auteurs et apparues à la suite de « mutilations » exercées sur la plante.

Toutefois, un examen plus approfondi de ces résultats conduit à formuler les remarques suivantes :

1°) d'une façon générale, à partir du moment où commencent les mises à fleur respectives de *Fibrimon 56* et de *C. 63*, en plein champ, les durées de jour quotidiennes sont constamment décroissantes ; or, le taux de monoïques dans les populations est d'abord croissant comme le montrent les courbes de la figure 5. Pour *Fibrimon*

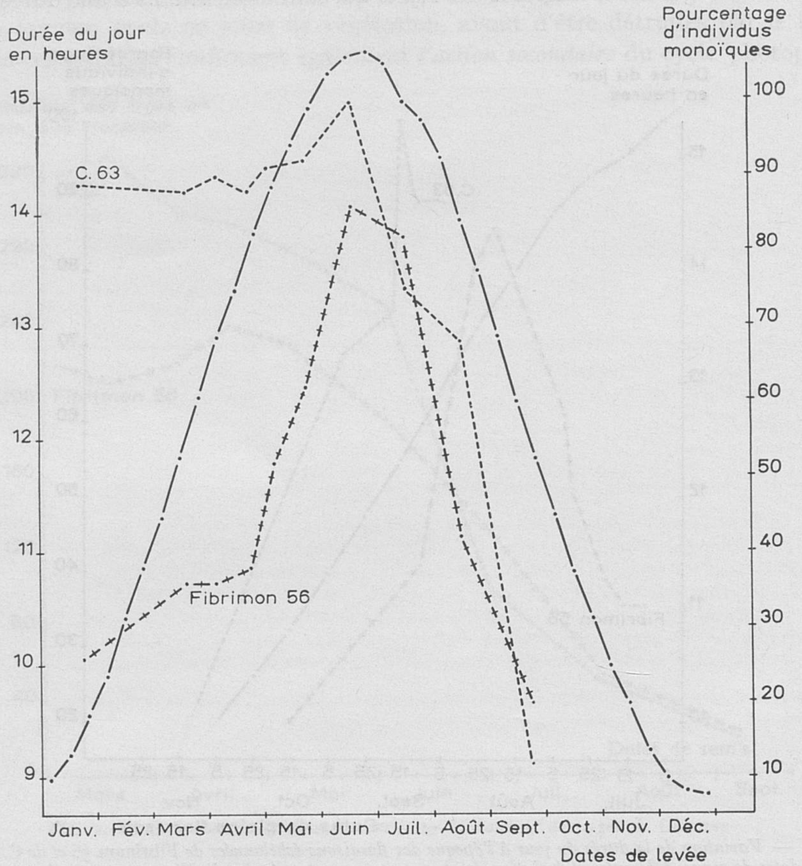


FIG. 6. — *Variation annuelle de la durée du jour à Montpellier et évolution du pourcentage d'individus monoïques chez* Fibrimon *et* C. 63 *en fonction des différentes dates de levée*

par exemple, ce taux est de 36 p. 100 le 10 juillet, de 86 p. 100 le 10 août, alors que les durées du jour à ces deux dates sont respectivement de l'ordre de 15 h et de 14 h.

2°) Le pourcentage maximum d'individus monoïques est atteint vers le 20 août pour *Fibrimon* (86 p. 100 ; durée du jour : 13 h 40), vers le 15 septembre pour *C. 63* (100 p. 100 ; durée du jour : 12 h 20). A cette dernière date *Fibrimon* n'extériorise plus que 42 p. 100 de phénotypes monoïque (tableau 2 et fig. 5).

Si l'on admet pour le processus responsable de la « masculinisation » à l'intérieur de la plante, une identité à la fois de sensibilité et de réaction aux conditions d'éclairement, on devrait, dans un cycle photopériodique donné, observer pour les deux

populations des modifications sexuelles allant dans le même sens. Or, comme nous l'avons indiqué ci-dessus, dans la première quinzaine de septembre *C. 63* continue à se « masculiniser », alors que *Fibrimon* 56 au contraire se « féminise » rapidement.

3°) Par contre, le taux maximum de monoécie est atteint, dans les deux populations, à partir d'un semis effectué le même jour : 2 juin (tableau 2), c'est-à-dire en durée de jour croissante et voisine de la plus grande durée de l'année. Il est d'ailleurs curieux de constater la grande similitude d'allure des courbes de la figure 6, qui retracent les variations des pourcentages observés d'individus monoïques par rapport aux variations de la durée du jour régnant *au moment de la levée* de ces individus.

4°) En serre, pour des individus de *Fibrimon 56* arrivés en même temps en pleine floraison, après 120 jours de végétation environ, 52 p. 100 ont un phénotype sexuel monoïque lorsqu'ils ont subi les durées de jour normales de mars à juillet, alors que ce pourcentage passe à 86 p. 100 lorsque ces mêmes durées du jour sont artificiellement prolongées jusqu'à 16 heures à partir de la levée (tableau 3).

Ces remarques nous ont conduit à formuler l'hypothèse que le phénotype sexuel pourrait être déterminé par la nature du cycle photopériodique reçu par la plante *au début de sa végétation* et non pas comme l'indique Petit (1952) par exemple, au moment de la floraison. Aussi avons-nous mis en place une deuxième série d'essais destinée à vérifier cette hypothèse.

b) Deuxième série d'essais (en serre)

Elle comprend trois dispositifs :

1°) *Premier dispositif*

Il se propose de rechercher le stade de végétation « sensible » à la durée d'éclairement. Pour cela des plantes issues d'un semis effectué le même jour (7 février) sont maintenues uniformément, dès leur levée, en nuits longues de 14 heures, c'est-à-dire, en conditions à la fois photoinductives et « féminisantes ». Toutefois, on prélève régulièrement tous les 10 jours, pendant toute la durée de leur vie, un certain nombre d'entre elles (100 plantes), pour les soumettre pendant 10 jours à un cycle de 24 heures d'éclairement (jour normal + complément artificiel), puis on les replace en nuits longues. On a ainsi, au moment de la floraison, des individus ayant subi pendant toute leur végétation des cycles quotidiens à nuit longue, à la seule exception d'une période de 10 cycles, située à des stades différents du développement, pendant laquelle ils bénificient de l'action d'un éclairement continu, comme l'illustre la figure 7. Une variante de ce dispositif a consisté à faire subir aux plantes des périodes alternées de 10 jours avec éclairement continu de 24 heures et de 10 jours avec au contraire un cycle quotidien de 10 heures de lumière et de 14 heures d'obscurité. Dans ce cas, le premier cycle appliqué peut être soit le jour long, soit le jour court.

Les résultats respectifs de ces deux expériences sont rapportés dans les tableaux 4 et 5.

TABLEAU 4

Influence sur le phénotype sexuel de 10 cycles d'éclairement de 24 heures, appliqués à des stades successifs du développement ([1])

Age au cours duquel sont appliqués les 10 cycles de 24 heures de lumière	*Fibrimon 56* Durée levée-floraison en jours	*Fibrimon 56* Pourcentage de phénotypes monoïques	*C. 63* Durée levée-floraison en jours	*C. 63* Pourcentage de phénotypes monoïques
1 à 10 jours	65	13	65	17
10 à 20 jours	51	*68*	65	38
20 à 30 jours	55	19	68	*51*
30 à 40 jours	48	18	65	37
40 à 50 jours	56	12	65	12
50 à 60 jours ([2])	53	21	65	15
60 à 70 jours	57	11	56	25
70 à 80 jours	58	13	62	22

([1]) Avant et après le traitement, le développement s'effectue jusqu'à la floraison, dans un cycle quotidien de 10 heures de lumière et de 14 heures d'obscurité.

([2]) A partir de cet âge, on note l'apparition des premières fleurs sur les deux types de chanvre. Les 10 cycles de lumière continue sont donc appliqués en cours de floraison.

TABLEAU 5

Influence sur le phénotype sexuel de l'action alternée de 10 cycles de jours longs de 24 heures et de 10 cycles de jours courts de 10 heures

	Pourcentage de phénotypes monoïques	
	Fibrimon 56	*C. 63*
Les 10 cycles de 24 heures de lumière étant appliqués les premiers, dès la levée :	16	44
Les 10 cycles de 10 heures de jour et 14 heures de nuit étant au contraire appliqués les premiers, dès la levée :	57	13

La lecture du tableau 4 et l'examen de la figure 7 permettent de constater :

— Pour *Fibrimon 56,* une expression de la sexualité sensiblement identique et essentiellement femelle, quel que soit le stade de végétation auquel elle a subi 10 cycles de lumière continue, à une seule exception : les individus ayant reçu ce traitement à un âge compris entre 10 et 20 jours. Dans ce cas le taux de monoécie est nettement plus élevé :

— pour *C. 63*, une certaine identité également dans les pourcentages de plantes monoïques issues des différents traitements, à l'exception de ceux appliqués entre le 10e et le 40e jour de végétation et plus particulièrement de celui appliqué entre

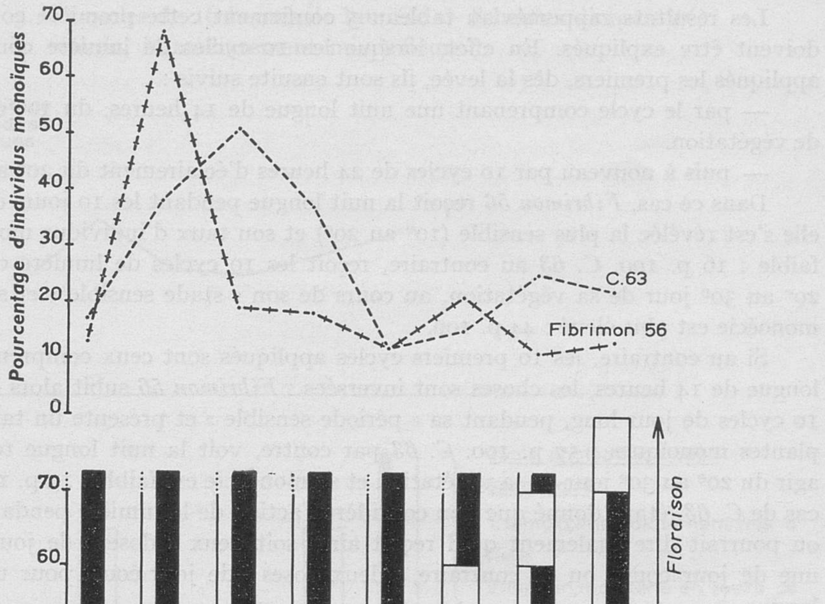


FIG. 7. — *Variation du pourcentage d'individus monoïques chez* Fibrimon 56 *et* C. 63 *lorsque dix cycles de 24 heures de lumière sont appliqués à des stades successifs du développement*

le 20e et le 30e jour. Dans ce cas, le taux de monoécie est nettement supérieur à celui que l'on observe après les autres traitements.

L'hypothèse émise semble trouver ici une première vérification : une période

particulièrement sensible au régime photopériodique pour l'expression de la sexualité et notamment celle du sexe mâle paraît exister entre les 10e et 20e jours de végétation pour *Fibrimon*, les 20e et 30e jours pour *C. 63* (en accord peut-être avec son caractère tardif).

Les résultats rapportés au tableau 5 confirment cette première conclusion et doivent être expliqués. En effet, lorsque les 10 cycles de lumière continue sont appliqués les premiers, dès la levée, ils sont ensuite suivis :

— par le cycle comprenant une nuit longue de 14 heures, du 10e au 20e jour de végétation.

— puis à nouveau par 10 cycles de 24 heures d'éclairement du 20e au 30e jour.

Dans ce cas, *Fibrimon 56* reçoit la nuit longue pendant les 10 jours où ci-dessus elle s'est révélée la plus sensible (10e au 20e) et son taux d'individus monoïques est faible : 16 p. 100. *C. 63* au contraire, reçoit les 10 cycles de lumière continue du 20e au 30e jour de sa végétation, au cours de son « stade sensible » et son taux de monoécie est plus élevé : 44 p. 100.

Si au contraire, les 10 premiers cycles appliqués sont ceux comprenant la nuit longue de 14 heures, les choses sont inversées : *Fibrimon 56* subit alors l'action des 10 cycles de jour long, pendant sa « période sensible » et présente un taux élevé de plantes monoïques : 57 p. 100. *C. 63* par contre, voit la nuit longue revenir pour agir du 20e au 30e jour de sa végétation et sa monoécie est faible : 13 p. 100. Dans le cas de *C. 63*, étant donné que l'on considère l'action de la lumière pendant 30 jours, on pourrait dire également qu'il reçoit ainsi soit deux « doses » de jour long pour une de jour court, ou au contraire, « deux doses » de jour court pour une de jour long.

Ainsi donc, dans la première expérience, malgré l'existence pendant toute la durée de la vie de la plante de conditions photopériodiques inhibant l'expression du sexe mâle, un taux élevé d'individus monoïques peut être obtenu par l'action de 10 cycles de jour long appliqués quelques jours après la levée : 10 pour *Fibrimon*, 20 pour *C. 63*. Avant ou après cette période le jour long n'a plus d'action importante, et le taux de monoïques est faible (pour *C. 63* toutefois, cette « période sensible » paraît commencer vers le 10e jour et se poursuivre jusqu'au 40e jour, avec une sensibilité maximum à partir du 20e et jusqu'au 30e jour de végétation). Nous devons préciser que la durée de ces cycles d'éclairement continu a été déterminée arbitrairement : une action identique pourrait peut-être résulter d'un nombre de cycles plus faible ce qui délimiterait avec plus de précision encore la durée du stade de sensibilité. Néanmoins les résultats obtenus, vérifiés par la deuxième expérience, apportent une première confirmation à l'hypothèse précédemment formulée.

2°) Deuxième dispositif

Dans un second dispositif on a voulu comparer l'influence respective de cycles photopériodiques différents appliqués successivement au début, puis en cours de végétation, sur les mêmes individus. Ceux-ci ont tous été placés, dès leur levée et pendant 40 jours, dans un éclairement continu de 24 heures (durée normale du jour + complément artificiel). Puis, répartis en 6 lots, ils ont fait l'objet des traitements supplémentaires suivants, avant d'être artificiellement mis à fleur :

1. 60 cycles de 24 heures de lumière,
2. 20 cycles de 16 heures de lumière + 8 heures d'obscurité,
3. 40 cycles de 16 heures de lumière + 8 heures d'obscurité,
4. 60 cycles de 16 heures de lumière + 8 heures d'obscurité,
5. 80 cycles de 16 heures de lumière + 8 heures d'obscurité,
6. témoin, immédiatement mis à fleur.

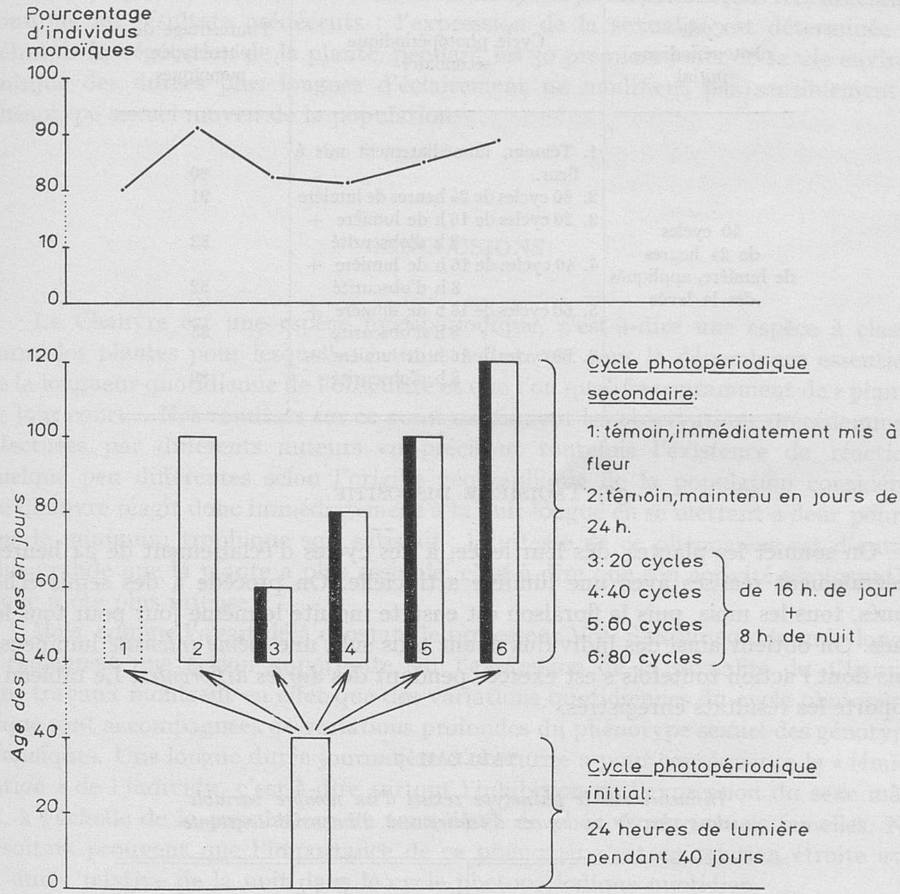


FIG. 8. — *Influence sur le pourcentage d'individus monoïques de la population* C. 63, *de cycles photopériodiques différents appliqués successivement en cours de végétation.*

Pour des raisons matérielles, ces essais n'ont pu être réalisés que sur la seule population *C. 63* et ils ont abouti aux résultats mentionnés dans le tableau 6 et la figure 8.

Après 40 cycles d'éclairement continu, le taux de phénotypes monoïques dans la population est de 80 p. 100, c'est-à-dire qu'il a déjà atteint une valeur élevée. Par la suite, son accroissement est faible, même dans le cas où 60 cycles supplémentaires de 24 heures sont apportés à la plante. Ces observations confirment également le fait que l'influence primordiale du cycle photopériodique pour l'expression de la

sexualité s'exerce en début de végétation, et viennent apporter une seconde confirmation à notre hypothèse.

TABLEAU 6

Influence sur le phénotype sexuel de C.63 de cycles photopériodiques différents appliqués successivement au cours de sa végétation

Cycle photopériodique initial	Cycle photopériodique secondaire	Pourcentage de phénotypes monoïques
40 cycles de 24 heures de lumière, appliqués dès la levée	1. Témoin, immédiatement mis à fleur.	80
	2. 60 cycles de 24 heures de lumière	91
	3. 20 cycles de 16 h de lumière + 8 h d'obscurité	83
	4. 40 cycles de 16 h de lumière + 8 h d'obscurité	82
	5. 60 cycles de 16 h de lumière + 8 h d'obscurité	85
	6. 80 cycles de 16 h de lumière + 8 h d'obscurité	89

3°) Troisième dispositif

On soumet les plantes, dès leur levée, à des cycles d'éclairement de 24 heures, intégralement réalisés avec une lumière artificielle. On procède à des semis échelonnés, tous les mois, puis la floraison est ensuite induite le même jour pour tous les semis. On obtient ainsi des individus ayant tous subi une *même intensité* lumineuse, mais dont l'action toutefois s'est exercée pendant des *durées différentes*. Le tableau 7 rapporte les résultats enregistrés.

TABLEAU 7

Influence sur le phénotype sexuel d'un nombre variable de cycles de 24 heures d'éclairement d'intensité constante

Nombre de cycles de 24 heures d'éclairement	Pourcentage de phénotypes monoïques (1)	
	Fibrimon 56	*C. 63*
120	57	72
90	52	62
60	62	65
30	59	62

(1) La mise à fleur est artificiellement induite par réduction de la durée du jour quotidienne à 10 heures.

Il faut tout d'abord signaler que malgré l'éclairement continu, les plantes ont une végétation chétive et présentent un aspect étiolé dû à la faible intensité de cet éclairement. Le pourcentage de phénotypes monoïques, plus faible que dans d'autres essais, peut trouver une explication dans l'existence d'une activité photosynthétique réduite.

Cependant, l'absence de différences significatives entre les pourcentages d'individus monoïques observés pour des nombres de cycles photopériodiques très différents, confirme les résultats prédécents : l'expression de la sexualité est déterminée au début de la végétation de la plante, pendant les 30 premiers jours de sa vie environ, puisque des durées plus longues d'éclairement ne modifient pas sensiblement le phénotype sexuel moyen de la population.

CONCLUSIONS

Le Chanvre est une espèce nyctipériodique, c'est-à-dire une espèce à classer parmi les plantes pour lesquelles la mise à fleur est sous la dépendance essentielle de la longueur quotidienne de l'obscurité et que l'on qualifie couramment de « plantes de jour court ». Nos résultats sur ce point confirment les observations précédemment effectuées par différents auteurs en précisant toutefois l'existence de réactions quelque peu différentes selon l'origine géographique de la population considérée. Le Chanvre réagit donc immédiatement à la nuit longue en se mettant à fleur pourvu que le minimum trophique soit satisfait ; la vitesse de ce phénomène est d'autant plus grande que la plante a plus assimilé, c'est-à-dire que son activité photosynthétique a été plus intense.

Mais, comme l'avait déjà constaté le professeur Von Sengbusch, la nuit longue a également une action importante sur l'expression de la sexualité du Chanvre. Nos travaux montrent en effet que des variations quotidiennes du cycle photopériodique sont accompagnées de variations profondes du phénotype sexuel des génotypes monoïques. Une longue durée journalière d'obscurité a pour conséquence la « féminisation » de l'individu, c'est-à-dire surtout l'inhibition de l'expression du sexe mâle, et, à l'échelle de la population, un taux élevé de phénotypes sexuels femelles. Nos résultats prouvent que l'importance de ce phénomène est en relation étroite avec la durée relative de la nuit dans le cycle photopériodique quotidien.

Nous avons pu établir en outre que l'action du cycle photopériodique pour modifier l'expression de la sexualité n'a pas une importance égale pendant toute la durée de la végétation, jusqu'à la mise à fleur ; elle est essentiellement limitée à une période relativement brève et précise de la vie de la plante : avant et après cette période, le cycle photopériodique n'a qu'une action réduite. Nos observations montrent en effet, dans tous les cas, que le phénotype sexuel d'un génotype monoïque résulte surtout des traitements photopériodiques reçus par cet individu au début de sa végétation, quelques jours à peine après sa levée et non pas, comme certains auteurs l'ont admis, au moment de sa floraison. De plus, la durée d'action du régime lumineux ou plutôt la période de plus grande sensibilité de la plante à ce régime paraît très brève, de l'ordre d'une dizaine de cycles. Pour *Fibrimon 56*, c'est entre

le 10e et le 20e jour de végétation que paraît se situer cette période particulièrement sensible, alors que pour *C. 63*, population plus tardive, elle s'étend du 20e au 30e jour. En fait, l'expression de la sexualité ne sera pas intégralement décidée pendant ces dix jours et il faut admettre un certain effet d'addition pendant 20 ou 30 jours. Si l'on considère par exemple l'évolution du pourcentage d'individus monoïques telle qu'elle est résumée au tableau 8 pour la variété *C. 63*, on constate que le sexe mâle s'exprime avec une intensité d'autant plus forte que le nombre de cycles de jour long est plus grand.

Mais dans tous les cas exposés dans ce tableau 8, le taux le plus élevé d'accroissement du pourcentage d'individus monoïques est constaté lorsque les cycles à jour long agissent du 20e au 30e jour de végétation. Donc si la sensibilité de la plante aux conditions photopériodiques se poursuit quelque peu au-delà de sa période de sensibilité la plus élevée, les conséquences sur l'expression du sexe seront relativement beaucoup moins importantes.

TABLEAU 8

Influence sur l'expression de la sexualité de C.63 de la durée d'un cycle photopériodique de 24 heures d'éclairement, appliqué à différents stades de végétation

Durée et époque d'action du cycle photopériodique de 24 heures d'éclairement	Pourcentage d'individus monoïques
Du 1er au 10e jour de végétation	17
Du 1er au 20e jour de végétation	31
Du 1er au 30e jour de végétation	79
Du 1er au 40e jour de végétation	80
Du 1er au 100e jour de végétation	91
Du 1er au 10e jour de végétation	17
Du 10e au 20e jour de végétation	38
Du 20e au 30e jour de végétation	51
Du 30e au 40e jour de végétation	37
Du 1er au 20e jour de végétation	31
Du 20e au 40e jour de végétation	62
Du 40e au 60e jour de végétation	49
Du 1er au 30e jour de végétation	79
Du 30e au 60e jour de végétation	56
Du 60e au 90e jour de végétation	26

Le processus physiologique induit par le cycle photopériodique, agit ainsi dès les premiers stades de végétation de l'individu de telle façon que le phénotype sexuel est défini au cours de l'âge juvénile et acquis au stade maturité de floraison, c'est-à-dire à l'âge avant lequel on ne connaît aucun moyen de faire fleurir la plante. Cet âge est de 35 à 40 jours environ pour *Fibrimon 56*, de 45 à 50 jours pour *C. 63* et il faut admettre qu'à ce stade, la nature de la sexualité qui s'exprimera respectivement 50 et 80 jours plus tard est déjà pratiquement déterminée.

Il est par ailleurs curieux de préciser que la croissance active du chanvre ne commence jamais avant ce stade. En effet, après sa levée, le chanvre reste généra-

lement dans un état de croissance extrêmement ralentie pendant 30 à 40 jours, au terme desquels la hauteur de ses tiges n'est en moyenne que d'une vingtaine de centimètres. Après ce stade au contraire, on observe un accroissement étonnamment rapide de la longueur des tiges, pouvant atteindre jusqu'à cinq centimètres par jour.

Les travaux de sélection concernant les formes de chanvre monoïque doivent tenir compte de ces observations. L'amélioration de variétés monoïques adaptées à une région déterminée devra être entreprise dans les conditions de milieu de cette région. De même la comparaison du degré d'expression de la monoécie de souches diverses devra être réalisée à partir de plantes issues d'un semis effectué à la même date, dans un même lieu. De plus, la sélection généalogique utilisant la méthode dite de « la castration » ou du « recépage » est pratiquement irréalisable. Cette méthode consiste en effet à laisser la plante se mettre à fleur pour juger de la valeur de sa monoécie, puis, comme un certain degré de fécondation non contrôlée s'est ainsi produit, à éliminer tout ou partie de la zone fructifère de la tige pour assurer l'autofécondation lors d'une seconde floraison plus tardive. L'expérience prouve que le cycle photopériodique quotidien à nuit longue qui existe généralement au moment de ces derniers travaux, intervient au cours de cette seconde mise à fleur pour inhiber le plus souvent l'expression du sexe mâle ; la plante n'a plus alors que des fleurs femelles et l'autofécondation est impossible.

Enfin, les études théoriques de génétique concernant le déterminisme génétique de la sexualité du Chanvre doivent prendre en considération l'action du cycle photopériodique et les résultats obtenus devront toujours tenir compte de sa nature, au début de la végétation des génotypes étudiés.

Reçu pour publication en décembre 1962

SUMMARY

INFLUENCE OF ENVIRONMENT ON SEXUAL EXPRESSION IN MONOECIOUS HEMP (*Cannabis sativa* L.). I. EFFECT OF THE PHOTOPERIODIC CYCLE

The authors set out to specify and to verify the facts available concerning the influence of environmental factors on sex in monoecious Hemp. This knowledge was in fact essential for the genetical studies of the determination of the sex in Hemp, because a given genotype might occur in a variable sexual phenotype under the influence of the environmental conditions of the plant.

As the *nature of the daily photoperiodic cycle* seemed to be the most important of the environmental factors, it was the first to be made the subject of the researches which were reported in this paper.

After describing the experimental data, the authors announced the results obtained and explained the experimental techniques used both in the field and under glass on the two monoecious populations : the early *Fibrimion* 56 and the late *C.* 63.

The observations were illustrated in tables 2 to 8 and by figures 4 to 8 and permitted the authors :

a) to confirm the nyctiperiodic character of the species *Cannabis sativa* ;

b) to confirm certain earlier observations concerning the female-inducing nature of the daily photoperiodic cycle when this included a long night : this was manifested in the monoecious forms primarily by an inhibition of the production of male flowers ;

c) to demonstrate that the light influence responsible for determining sex was exercised in the early stage of the life of the plant, i. e. during its youth and not, as had been indicated by some workers, prior to the period of flowering ;

d) finally, to determine that the sexual phenotype which arose much later, at the moment of flowering, was not the result of the kind of photoperiodic cycle existing throughout the whole of the plant's youth. It was, in fact, only for about a ten-day period, the occurence of which varied according to the population, that the nature of the photoperiodic cycle exercised and influence over the sex of the hemp plant.

ZUSAMMENFASSUNG

DER EINFLUSS DER UMWELTFAKTOREN AUF DIE BILDUNG MÄNNLICHER UND WEIBLICHER BLUTEN BEIM MONOZISCHEN HANF (*Cannabis sativa* L.). I. WIRKUNG DER PHOTOPERIODE

Der Verfasser des Artikels beabsichtigt die schon bestehenden Kenntnisse über den Einfluss der Umweltfaktoren auf die Bildung männlicher und weiblicher Blüten beim monözischen Hanf nachzuprüfen und festzulegen. Diese Kenntnisse erweisen sich zur Erforschung des genetischen Determinismus auf das Blütengeschlecht des Hanfes als unentbehrlich, da sich ein bestimmter-Genoytpus durch einen wechselnden Sexualphänotypus ausprägen kann jenach den Umweltbedingüngen des Wachstums.

Unter den hausptsächlichsten Umweltfaktoren scheint die Tageslänge der wichtigste zu sein : so untersuchte man ihre Wirkung zuerst und führte entsprechende Versuche durch, über die in diesem Vortrag berichtet wird.

Nach Aufstellung der ihrer Forschung zugrunde liegenden Angaben und nach Hinweisung auf die schon bestehenden Resultate, beschreibt der Verfasser die Technik, welche er für seine Versuche auf freiem Feld und im Gewächshaus mit zwei monözischen Populationen anwandte :

den frühen *Fribimon 56* ;
und den späten *C. 63*.

Seine Beobachtungen sind durch Tabellen 2 bis 8 und Figuren 4 bis 8 illustriert. Diesselben führen zu folgendem Ergebnis :

1°) Bestätigung des nyktiperiodischen Charakters der Art *Cannabis sativa* L.

2°) Bestätigung einiger früher gemachten Beobachtungen in Bezug auf die « verweiblichende » Einwirkung der Kurztage : diese Einwirkung hat bei den monözischen Sorten die Verhinderung der Organogenese männlicher Blüten zur Folge.

3°) Beweiss dass sich der Einfluss der Tageslänge auf das Geschlecht der Blüten am Anfang-des Pflanzenlebens und nicht während der Blütezeit, wie es einige Forscher angegeben haben, auswirkt.

4°) Sichere Feststellung, dass der erst weit spätere Blutenansatz zur Erscheinung kommende Geschlechts-Phänotypus nicht vom photoperiodischen Zyklus abhängt, welcher die gesamte Jugendzeit der Pflanze beherrscht : dieser kommt erst während einer ganz kursen, etwa zehn Tage betragenden Zeitspanne der Jugendzeit zur Wirkung welche, je nach den Populationen, verschieden ist.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BORTHWICK H. A, SCULLY N. J., 1954. Photoperiodic responses of hemp. *Bot. Gaz.*, **1**, 14-29.

CHOUARD, 1960. Photoperiodisme *Association Corporative des Etudiants en Sciences*, n° 419. Paris.

GARNER W. W., ALLARD H. A., 1920. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on the growth and reproduction in plants. *J. Agric. Res.*, **18**, 533-606.

GRECHUKHIN E. I., BELOVITSKAYA N. A., 1939. Le chanvre monoïque (russe). *Bull. Acad. Sci. U.R.S.S., Sér. Biol.*, **3**, 311-334.

HESLOP-HARRISON J., 1957. The experimental modification of sex expression in flowering plants. *Biol. Rev.*, **32**, 38-88.

HIRATA K., 1924. Sex reversal in hemp. *J. Soc. Agr. Sapporo*, **16**, 145-168.

LAURENT E., 1903. De l'influence de l'alimentation minérale sur la production des sexes chez les plantes dioïques. *C. R. Acad. Sci.*, 137-689.

MC-PHEE H. C., 1924. The influence of environment on sex in hemp, *Cannabis sativa* L. *J. Agric. Res.*, **28**, 1067-1080.

MOLLIARD M., 1897. Sur la détermination du sexe chez le chanvre. *C. R. Acad. Sci.*, 125-792.

PETIT J., 1952. Sur la détermination du sexe chez *Cannabis sativa* dans les conditions expérimentales du phytotron de Liège. *Bull. Soc. Roy. Sci. Liège*, **11**, 464-476.

SCHAFFNER J. M., 1921. Influence of environment on sexual expression in hemp. *Bot. Gaz.*, **71**, 197-219.

SCHAFFNER J. M., 1923. The influence of relative length of dayligth on the reversal of sex in Hemp. *Ecology*, **4**, 323-334.

SCHAFFNER J. M., 1931. The fluctuation curve of sex reversal in staminate hemp plants induced by photoperiodicity. *Amer. J. Bot.*, **18**, 424-430.

SENGBUSCH R. V., 1952. Ein weiterer Beitrag Zur Vererbung des Geschlechts bei Hanf als Grundlage für die Züchtung eines monoïzischen Hanfes. *Pflanzenzücht*, 319-338.

STRASBURGER E., 1900. Versuche mit dioischem Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. *Biol. Zbb.*, **20**, 657, 689, 721 und 753.

TOURNOIS J., 1911. Anomalies florales du houblon japonais et du chanvre déterminées par des semis hâtifs. *CR. Acad. Sci.*, **153**, 1017-1020.

TOURNOIS J., 1912. Influence de la lumière sur la floraison du Houblon japonais et du Chanvre. *C. R. Acad. Sci.*, 155-297.

Ann. Amélior. Plantes, 1963, **13** (1), 51-82.

PROSPECTION PRÉLIMINAIRE DES ESPÈCES AMÉRICAINES DU GENRE *VITIS*

M. RIVES
Station de Recherches de Viticulture,
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Ouest, Pont-de-la-Maye (Gironde)

SOMMAIRE

Ce mémoire constitue la relation d'une mission réalisée par l'auteur aux États-Unis, dans le but d'y prospecter les espèces sauvages du genre *Vitis*. Il comprend les observations qu'il y a faites sur ces espèces, ainsi que sur les travaux poursuivis par les chercheurs qui s'occupent de vigne dans ce pays.

Environ 200 clones ont été obtenus. Une nouvelle prospection est envisagée. Le programme d'utilisation de ces acquisitions est brièvement indiqué.

INTRODUCTION

Le voyage entrepris par l'auteur aux États-Unis avait deux objectifs : le principal était de rechercher dans leurs habitats naturels des spécimens des espèces nord-américaines du genre *Vitis*, le second de prendre contact avec les chercheurs des États-Unis qui s'occupent de viticulture, de visiter leurs stations et de prendre connaissance de leurs travaux.

La recherche de spécimens naturels des espèces du genre *Vitis* spontanées en Amérique du Nord, était destinée à acquérir un matériel neuf et étendu, devant servir de base d'une part à des travaux d'amélioration génétique de la Vigne et d'autre part à des études taxonomiques sur le genre *Vitis*.

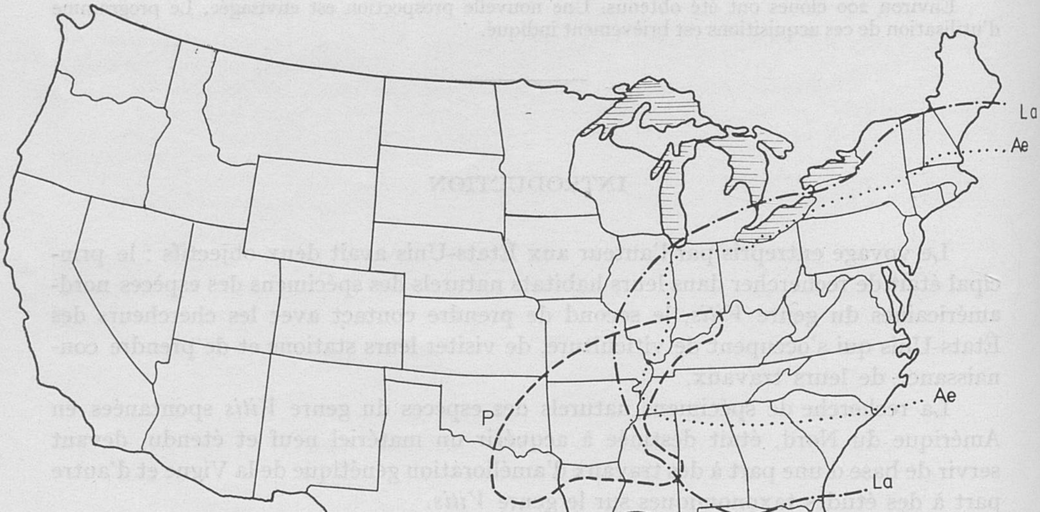
L'amélioration génétique de la Vigne est dominée par la recherche de résistances aux parasites d'origine américaine (Mildiou, Oïdium, Black-rot, Phylloxéra) à partir des espèces de même origine géographique qui leur sont résistantes ; l'insuccès relatif des efforts faits dans cette direction, moins dans le cas des porte-greffes que dans celui des producteurs directs, provient sans doute en grande partie de l'insuffisance des méthodes employées, eu égard à la difficulté du problème, et ne doit pas faire abandonner cette voie ; leur réussite, par contre, est subordonnée à un inventaire aussi complet que possible des géniteurs éventuels et de leurs potentia-

lités ; or les collections de vignes américaines qui subsistent en France ne contiennent qu'un nombre limité d'individus et sont loin d'offrir une image complète de la variabilité génétique des espèces ; de plus elles sont fortement infectées par les diverses viroses de la Vigne, ce qui rend hasardeuse l'utilisation de ce matériel, dans l'ignorance où l'on se trouve encore de la transmission de ces maladies par la graine. Enfin l'étude de la systématique des *Vitis*, encore fort embrouillée, serait fort utile au sélectionneur pour comprendre les relations des diverses espèces, telles qu'elles résultent de l'évolution, et pour utiliser leurs caractères de résistance.

Le deuxième aspect de la mission était de prendre contact avec les chercheurs qui s'occupent de viticulture aux États-Unis afin de voir sur place leurs travaux et d'acquérir des renseignements sur leurs préoccupations et sur leurs méthodes.

Nous verrons que cet aspect s'est révélé des plus intéressants : chacun de ceux que nous avons rencontrés nous a enseigné quelque chose ; la matière du travail d'amélioration proprement dite se prête mal à la publication, mais se voit et se discute aisément sur place ; sur les autres matières, nous avons trouvé que la publication des résultats ne se fait qu'avec un retard dû à un grand souci de vérification préalable ; enfin les États-Unis n'étant pas membres de l'Office International du Vin, les contacts fréquents que cet organisme permet avec les chercheurs d'autres pays ne peuvent avoir lieu avec ceux qui, dans le monde, sont actuellement parmi les plus avancés dans bien des domaines de la recherche en viticulture.

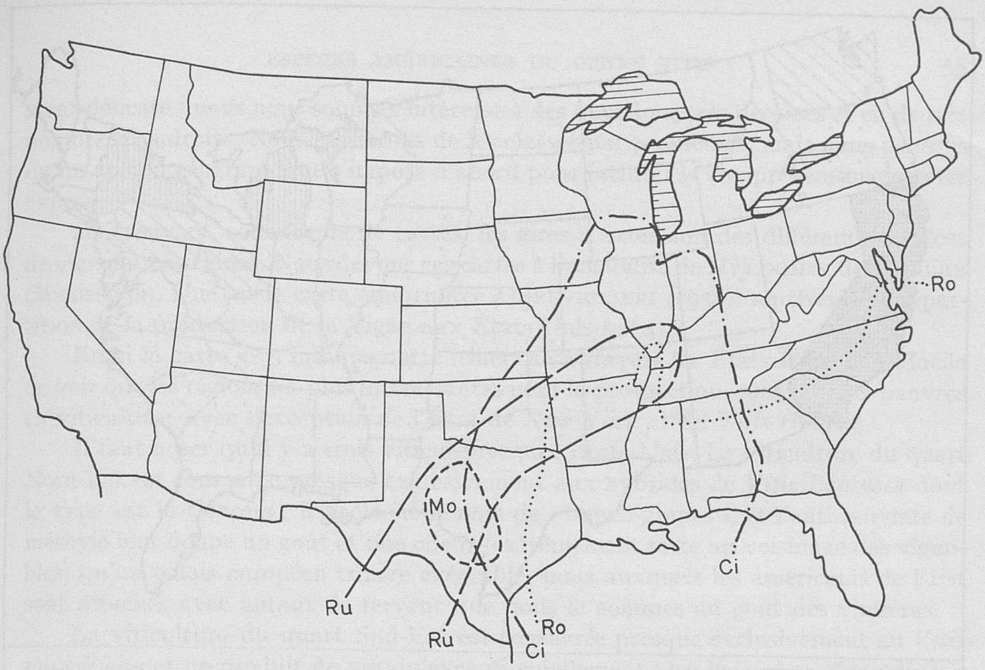
La synthèse des informations obtenues au cours d'une telle mission est extrême-



CARTE 1

Aires d'extension des espèces aux États-Unis. (Cartes basées sur des cartes originales aimablement données par M. N. H. LOOMIS.)

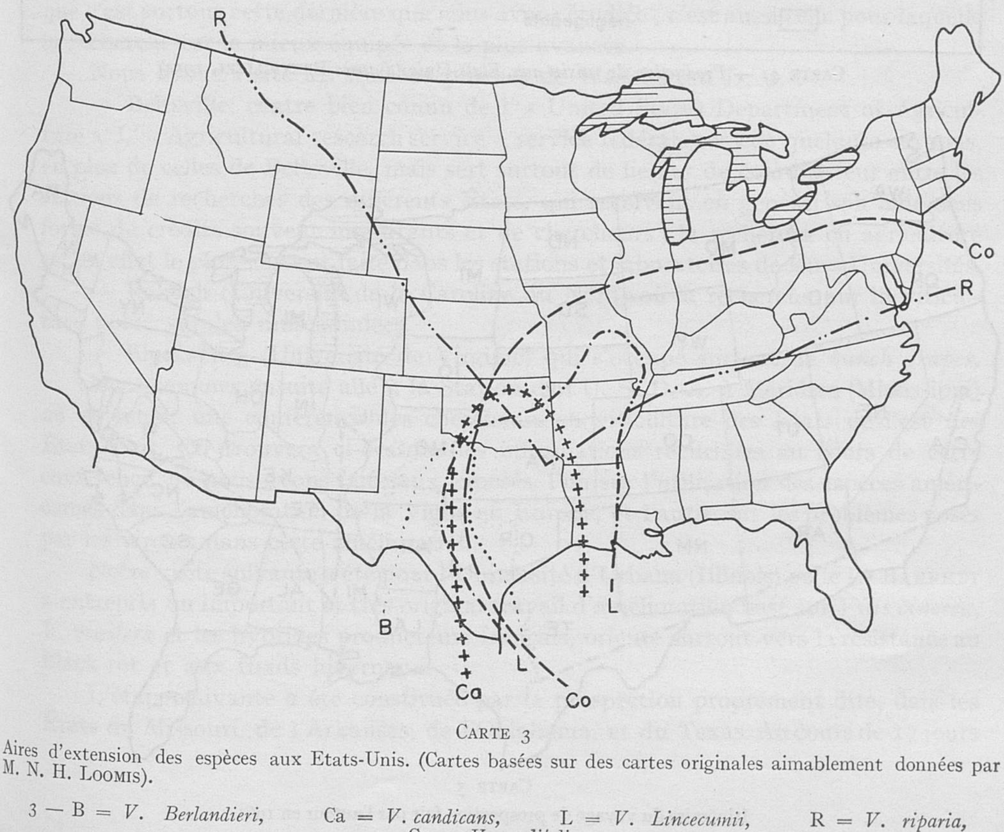
1 — La = *V. Labrusca*, Ae = *V. aestivalis* P = *V. rubra*.



CARTE 2

Aires d'extension des espèces aux Etats-Unis. (Cartes basées sur des cartes originales aimablement données par M. N. H. LOOMIS).

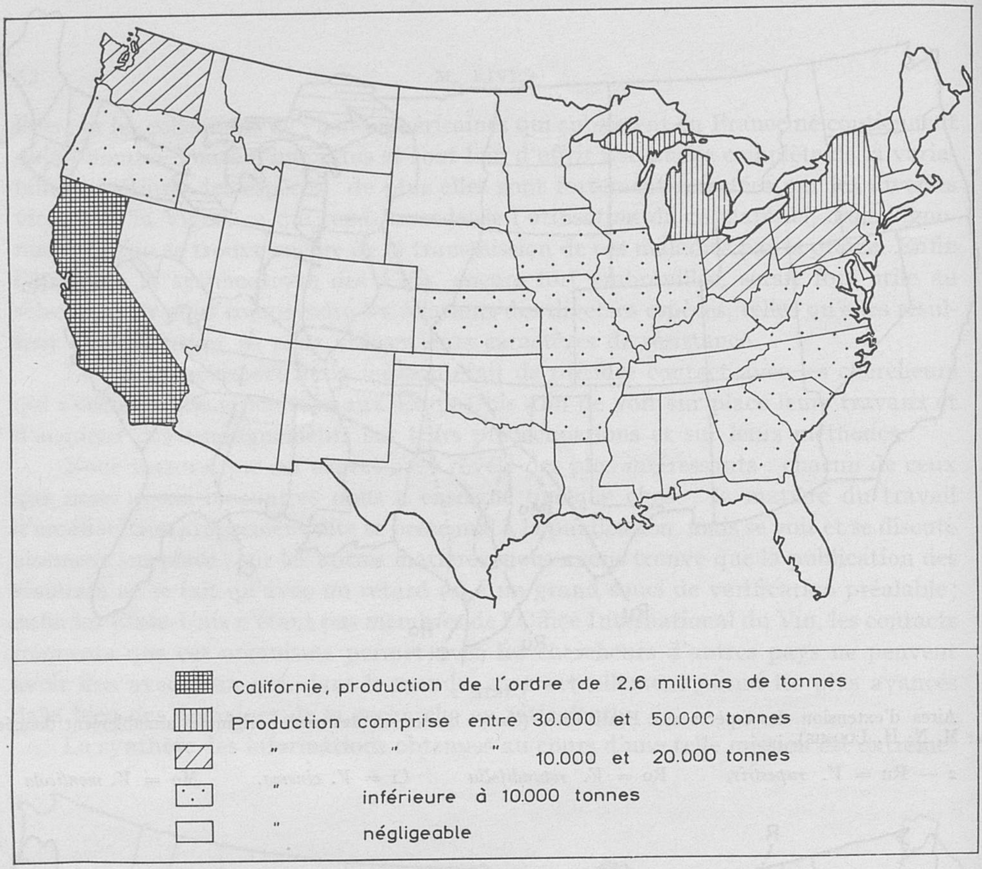
2 — Ru = *V. rupestris*, Ro = *V. rotundifolia* Ci = *V. cinerea*, Mo = *V. monticola*



CARTE 3

Aires d'extension des espèces aux Etats-Unis. (Cartes basées sur des cartes originales aimablement données par M. N. H. LOOMIS).

3 — B = *V. Berlandieri*, Ca = *V. candicans*, L = *V. Lincecumii*, R = *V. riparia*, Co = *V. cordifolia*



CARTE 4. — *Production de raisin aux États-Unis* (*d'après* BREVIGLIERI, 1954)



CARTE 5

Itinéraire du voyage de prospection fait par l'auteur en 1961.

ment délicate : nous nous sommes intéressé à des questions très diverses et en de très nombreux endroits. Nous essaierons de les classer par problèmes, mais nous pensons qu'un aperçu géographique s'impose d'abord pour faciliter la compréhension de notre exposé.

On trouvera, sous forme de cartes, les aires d'extension des différentes espèces de vignes américaines. Nous devons ces cartes à l'amabilité de Mr LOOMIS, de Meridian (Mississippi). Une autre carte, empruntée à BREVIGLIERI (1954), représente la répartition de la production de la Vigne aux États-Unis (nº 4).

Enfin la carte nº 5 indique notre itinéraire à travers les États-Unis. Il est facile de voir que les régions les plus intéressantes pour la prospection, sont les plus pauvres en viticulture, avec l'exception de l'État de New York et du *Vitis riparia*.

Il faut noter qu'il y a trois viticultures aux États-Unis. La viticulture du quart Nord-Est est consacrée presque exclusivement aux hybrides de *Vitis Labrusca* dont le type est le *Concord* ; ils portent le nom de « bunch-grapes », et l'anthranylate de méthyle leur donne un goût et une odeur (extrêmement forte au voisinage des vignobles) qu'un palais européen trouve exécrable, mais auxquels les américains de l'Est sont attachés avec autant de ferveur que nous le sommes au goût des viniféras.

La viticulture du quart Sud-Est est consacrée presque exclusivement au *Vitis rotundifolia* et ne produit de vin qu'exceptionnellement ; les baies de « Muscadines » sont surtout utilisées pour le jus et la confiture.

Enfin, en Californie on trouve une viticulture très proche de l'européenne puisqu'elle est basée seulement sur les viniféras. C'est d'elle que provient la plus grande partie de la production des États-Unis. On verra d'après notre itinéraire que c'est surtout cette dernière que nous avons étudiée ; c'est aussi celle pour laquelle la recherche est le mieux équipée et le plus avancée.

Nous avons visité les stations proches de Washington D. C. :

— Beltsville, centre bien connu de l' « United States Department of Agriculture ». L' « Agricultural research service », service fédéral, possède quelques stations, en plus de celles de Beltsville, mais sert surtout de lien et de coordinateur entre les stations de recherches des différents États, qui reçoivent en général son aide sous forme de crédits souvent importants et de chercheurs ; la recherche en agriculture est en effet le plus souvent faite dans les stations et laboratoires de leurs Universités.

— Raleigh (Université de la Caroline du Nord) où la recherche sur la viticulture porte sur les muscadiniées.

— Blacksburg (Université de Virginie) qui s'occupe surtout de *bunch grapes*.

Nous sommes ensuite allé à la Station de l'U. S. D. A. à Meridian (Mississippi) où se tenait une conférence des chercheurs en viticulture des États de l'est des États-Unis. On trouvera ci-dessous les informations recueillies au cours de cette conférence, où nous avons fait deux exposés, l'un sur l'utilisation des espèces américaines dans l'amélioration de la Vigne en Europe, et l'autre sur les problèmes posés par les viroses dans cette amélioration.

Notre visite suivante a été pour l'Université d'Urbana (Illinois) où le Dr BARRETT a entrepris un important et très original travail d'amélioration basé sur *Vitis cinerea*, *V. vinifera* et les hybrides producteurs français, orienté surtout vers la résistance au Black-rot et aux froids hivernaux.

L'étape suivante a été constituée par la prospection proprement dite, dans les États du Missouri, de l'Arkansas, de l'Oklahoma, et du Texas. Au cours de 17 jours

de voyage en automobile nous avons parcouru 4 000 kilomètres et visité les stations de Mountain Grove (Missouri), Fayetteville (Université de l'Arkansas), Stillwater (Université de l'Oklahoma), Montague (Texas).

Nous avons terminé notre voyage à Davis (Université de Californie).

PROSPECTION DES ESPÈCES AMÉRICAINES DU GENRE VITIS

Les parasites graves de la vigne en Europe viennent presque tous de l'Amérique du Nord, d'où ils ont été introduits dans la deuxième moitié du dix-neuvième siècle.

— Mildiou	*Plasmopara viticola*
— Oïdium	*Uncinula necator*
— Black-rot	*Guignardia Bidwelli*
— Phylloxéra	*Dactylosphaera vitifolii*

et peut-être Anthracnose, *Sphaceloma ampelinum*, encore que cette dernière soit sans doute aussi d'origine européenne.

Les variétés de *Vitis vinifera* leur sont sensibles ; seuls le greffage et les traitements répétés lui permettent de subsister.

Bien avant que la génétique en donne une interprétation cohérente, la pratique avait confirmé l'hypothèse que la résistance des espèces américaines se transmettait héréditairement. La gamme des porte-greffes actuellement utilisés montre le succès qu'on peut attendre de l'utilisation de ces géniteurs résistants.

Deux chercheurs français, PLANCHON puis VIALA sont allés examiner, dès après l'apparition du Phylloxéra en Europe, les possibilités ainsi offertes.

Avant eux beaucoup d'américains et un français, MICHAUX, avaient étudié cette flore sur place, en donnant des inventaires de plus en plus complets : on en trouve l'historique dans l'introduction de l'ouvrage de BAILEY (1934).

Les observations de PLANCHON et de VIALA, puis les travaux qui ont mis en pratique leurs conclusions ont permis de résoudre, pour presque un siècle, le problème posé par cet insecte.

Puis les chercheurs français se sont désintéressés pendant 50 ans des vignes américaines en tant qu'espèces ou en tant que géniteurs pour ne plus s'attacher qu'à la valeur comme porte-greffes de certains de leurs individus ou de certains de leurs hybrides.

Cependant la recherche d'une vigne idéale qui réunirait les qualités technologiques du *vinifera* et les résistances des espèces américaines n'a pas cessé pendant cette période : c'est alors que sont nées les variétés appelées « hybrides », par une spécialisation malheureuse d'un terme général, qui a donné lieu par la suite, et donne lieu encore, à des incompréhensions fâcheuses.

Si l'on peut penser qu'elle a été récompensée par un succès relatif, il est indéniable que cette entreprise n'a pas eu une réussite totale.

On peut rechercher la cause de cet échec partiel dans trois directions : la première c'est l'absence d'information et de mise en pratique de la génétique et des techniques modernes de l'amélioration des plantes : la chose était inévitable au début, puisque ni l'une ni les autres n'existaient. Il semble cependant que dans ce domaine les travaux

aient été poursuivis le plus souvent comme en vase clos et que les disciplines précitées n'y aient pénétré que récemment.

La seconde cause est en partie un corollaire de la première : méconnaissant l'importance d'une exploration préalable soigneuse de l'éventail des géniteurs possibles non seulement par l'observation de leurs propres caractères mais également par l'étude de ce qu'ils sont capables de transmettre à leurs descendants, on a en général utilisé comme parents des individus (clones) choisis sans critères objectifs et en nombre bien trop restreint pour chaque espèce ; on a ainsi rejeté hâtivement des espèces de valeur comme *V. cinerea* ou *V. monticola* ; on n'a surtout pas profité de l'énorme masse de matériel introduit à la fin du dix-neuvième siècle, dont subsistent seulement quelques représentants dans les collections.

Enfin le genre *Vitis* pose des problèmes taxomomiques extrêmement intéressants et complexes. Sa différenciation explosive en espèces si différentes, mais si étroitement apparentées, en fait un matériel de choix pour l'étude de l'évolution.

Mais la solution des problèmes de taxonomie pure n'est pas seulement une spéculation intéressante en soi ; elle doit faciliter, par une meilleure compréhension de l'apparition des caractères variés des espèces, en particulier de leurs caractères de résistance, le travail pratique du sélectionneur. Et, quand on se propose une mise au point, comme celle à laquelle nous avons collaboré (LEVADOUX, BOUBALS, RIVES, 1962), on mesure combien une taxonomie combinant les vues des botanistes, des généticiens et des praticiens, gagnera à être assise sur l'étude des espèces telles qu'elles se présentent, dans leur variété et dans leur unité, sur des échantillons aussi nombreux et représentatifs que possible des populations vivantes.

La troisième cause est la difficulté même du problème : en effet l'introgression comme méthode d'amélioration est relativement facile à utiliser chez une espèce comme le Blé (ÉCOCHARD, 1961) où l'on peut accumuler les générations de recroisement, les techniques cytogénétiques aisées sur un matériel favorable, le caractère monofactoriel de la plupart des résistances, la commutation à volonté chez l'amphidiploïde d'un mécanisme diploïde rigide à l'allosyndèse et vice-versa ; et aussi, il faut le dire, où la sensibilité des critères de la qualité du produit est bien moins grande. La Vigne au contraire n'a pas ce beau système cartésien de génomes, de commutation et de résistances monofactorielles, sa cytogénétique est difficile, son produit est un de ceux pour lequel le goût est le plus exigeant.

L'existence d'espèces nombreuses, génétiquement très proches puisqu'elles sont interfertiles et que leurs génomes sont homéologues et même homologues, mais phénotypiquement très diverses et très éloignées les unes des autres, est le témoin de mécanismes d'évolution très différents, mais beaucoup plus difficiles à manier. Tous ces inconvénients convergent vers une seule conclusion : la nécessité d'élever des populations d'effectifs très importants si on veut réaliser l'introgression favorable qui accumule les résistances en éliminant les caractères de mauvaise qualité.

L'application des techniques rationnelles ne mènerait cependant à rien, si l'on ne prenait soin d'inventorier le matériel de départ aussi exhaustivement que possible. Il s'agit, en effet, de n'utiliser comme géniteurs que des individus dont on a vérifié qu'ils transmettent le maximum d'avantages et le minimum d'inconvénients.

C'est ce dernier point qui a manqué le plus à l'œuvre des « hybrideurs ». Pour le réaliser, il faut posséder pour chaque espèce un grand nombre d'individus. Sans information préalable sur la répartition géographique des individus « favorables »,

c'est l'échantillon qui représente le mieux l'espèce, telle qu'elle est distribuée dans l'espace, qui est *a priori* le meilleur.

Une autre circonstance rend souhaitable un renouvellement du matériel disponible : c'est la présence générale, dans les collections encore existantes, des viroses de la vigne. Un travail récent de BRÜCKBAUER (1961) donne à penser que, comme l'a supposé SCHNEIDERS (1934), ces viroses pourraient être transmises par la graine.

En attendant les résultats d'un travail qui est en cours dans notre Station pour préciser ce point, il faut tenir compte de l'hypothèse la moins favorable, et n'utiliser comme géniteurs que des plantes saines. Même si la thermothérapie, comme nous le verrons, permet de guérir certaines de ces viroses, il reste nécessaire de retourner aux sources où l'on peut espérer que les viroses n'existent pas.

Au cours de la préparation de notre voyage, il était déjà apparu que, du point de vue qui nous intéresse, les espèces sauvages américaines étaient assez mal connues, même des chercheurs américains. Nous avons pu constater sur place que, sauf exception, aucune prospection systématique n'avait été faite dans ce sens.

Dans la plupart des cas, nos collègues américains connaissaient, bien entendu, l'existence des vignes sauvages dans leurs régions, mais n'avaient guère songé à les utiliser. La seule prospection systématique, celle du Dr BARRETT de l'Université d'Illinois, concerne surtout le *Vitis cinerea* pour lequel une belle collection a été réunie. Pour les autres espèces, il est encore limité par le manque de crédits. Une autre prospection, celle du Dr PETERSEN de l'Université de South Dakota concerne les *Vitis riparia* de l'extrême Nord-Ouest de l'aire de cette espèce. D'autres comme le Dr HINRICHS de l'Université d'Oklahoma ont simplement utilisé comme géniteurs des individus poussant dans les haies du bord de leurs champs d'expérience.

Nous avons cependant trouvé auprès de tous une grande compréhension et un grand intérêt pour notre projet ; cela s'est souvent traduit par une aide efficace pour localiser les populations proches de leurs stations et y récolter du matériel.

Du simple point de vue pratique, le travail de prospection n'est ni aisé, ni agréable, malgré la beauté du cadre où elle a lieu en général. La forêt et les bois des États-Unis sont en effet souvent peu hospitaliers. Comme seuls sont boisés les terrains incultivables ou impossibles à pâturer, les bois sont en général sur des pentes très abruptes ou sur des marécages. On rouve en outre partout le Lierre empoisonné (« poison ivy ») (*Toxicodendron radicans*) et le Chêne empoisonné (« poison oak ») (*Toxicodendron quercifolium*) dont le contact occasionne des phlyctènes douloureux fort longs à guérir et qui peuvent entraîner une véritable maladie.

Si l'européen a tendance au début, à prendre ce danger à la légère, les précautions extrêmes que prennent les américains pour ne pas toucher la plante ont vite fait de le convaincre de sa réalité. Divers autres désagréments, moustiques, tiques, aoûtats, orties, rendent le séjour dans ces forêts encore plus désagréable. Enfin, les vignes grimpent dans les arbres et nous nous sommes trouvés dans l'impossibilité de récolter des spécimens intéressants, faute de pouvoir les y suivre à 20 ou 30 mètres de haut ou d'arriver à les en décrocher. Quant au travail de nettoyage des bois récoltés, d'étiquetage, d'enregistrement et de prise d'échantillons d'herbier, il est fort long et ralentit beaucoup les opérations.

Pour conclure, il est nécessaire de prévoir pour un voyage de prospection futur une équipe d'au moins deux personnes, munies d'un équipement adapté au séjour dans ce milieu très particulier.

Une autre difficulté que nous avons rencontrée est la détermination des espèces au cours de la période où nous avons travaillé, c'est-à-dire, à la fin de la végétation Si la reconnaissance des *Vitis riparia, Vitis rupestris, Vitis monticola, Vitis Berlandieri, Vitis rubra* et *Vitis candicans* ne nous a pas posé de problèmes, celle de *Vitis cinerea* et de *Vitis cordifolia* (les deux espèces les moins connues en France) s'est avérée beaucoup plus difficile. En effet, les descriptions écrites sont sans utilité, elles sont bien trop vagues et souvent contradictoires. Les caractères de floraison et de bourgeonnement font défaut à cette période. Pour les plantes mâles et la grande proportion de plantes femelles qui n'ont pas fructifié l'année où on les observe, les caractères des fruits ne sont pas utilisables.

Nous avons cependant récolté des boutures de 122 individus le long de notre itinéraire, et les graines de ceux d'entre eux qui portaient des fruits, soit une vingtaine.

Les boutures présentent un avantage certain sur les graines : on peut tout d'abord en espérer une floraison plus rapide ; d'autre part l'échantillon ainsi constitué représente l'espèce telle qu'elle existe réellement dans son pays d'origine, alors que les graines ont une grande probabilité de contenir une certaine proportion d'hybrides ; dans ce cas la culture dans un milieu artificiel risque de maintenir en vie des types qui, dans la nature, n'auraient pas survécu ; nous avons été frappé, en effet, par la rareté des plantes adultes évidemment hybrides, même dans des zones où plusieurs espèces cohabitaient.

Dans le cas particulier des *Vitis rupestris* nous avons constaté la présence de jeunes plantes très évidemment hybrides, avec *V. Lincecumii* en particulier, mais toutes les plantes adultes près desquelles elles poussaient étaient du type *V. rupestris* pur, comme s'il y avait une élimination rapide des hybrides dans la nature.

Or la présence dans certains stations naturelles d'innombrables jeunes plantes issues de graines, comparée à la rareté relative des plantes arrivées à l'état adulte montre bien qu'il y a une élimination massive, qui doit impliquer une sélection extrêmement sévère pour les types réellement adaptés aux conditions du micromilieu. On ne peut donc considérer une population issue de graines, même prises dans la nature, comme représentant l'espèce telle qu'elle existe dans son habitat normal.

Nos observations personnelles, et les indications que nous ont communiquées nos collègues sur place, nous permettent maintenant de désigner avec une certaine précision les régions et, dans ces régions, les types d'habitats particuliers où il faudra rechercher les diverses espèces au cours d'un second voyage, en fonction à la fois des conditions naturelles propres à chaque espèce, et des conditions artificielles crées par la mise en valeur du sol aux États-Unis.

Ce serait en effet une erreur de penser aux zones où vivent les principaux *Vitis* comme à des déserts. Si ceci est bien connu pour les plaines riches du « Middlewest » (Illinois par exemple) où la culture intensive occupe à peu près tout le terrain, nous avons trouvé que c'était vrai aussi dans des régions beaucoup moins propres à l'agriculture, que ce soit les États de l'Est (Virginie, Caroline du Nord) dans leurs zones montagneuses, ou ceux du Centre Sud-Ouest (Missouri, Oklahoma, Arkansas, Texas). La présence de barrières de fil de fer barbelés à cinq rangs fort bien entretenues y est presque partout la règle, même dans les zones où les fermes sont invisibles et distantes de plusieurs miles les unes des autres. Tout ce qui n'est pas cultivé, même les bois, est susceptible d'être pâturé et les barrières sont destinées au bétail plus qu'au visiteur.

La forêt est presque toujours entretenue et souvent artificielle. Ou bien, comme dans l'Oklahoma, elle a été détruite par des applications de débroussaillants par avion pour faire place à l'herbe (sans qu'on ait pris la peine d'enlever les arbres morts) quand elle n'est pas tout simplement morte de la sécheresse absolue des années 1955 et 1956.

Suivant les aptitudes et les exigences des espèces, leur habitat a été plus ou moins bouleversé depuis que les botanistes, en particulier VIALA, en ont esquissé les limites.

Nous désignerons donc pour chaque espèce les conditions dans lesquelles nous les avons vues.

Vitis riparia

Il est toujours présent en grande abondance le long des cours d'eau. Nous l'avons vu en Virginie près de Blacksburg et il est présent certainement depuis l'extrême nord de son aire classique au Canada, jusque sur les bords du Missouri dans l'État de ce nom. Il nous a été signalé dans le Nord-Ouest jusque dans l'État de Montana et dans les deux Dakota. Le Dr VANDAL de l'Université de Laval (Canada) nous a confirmé sa présence jusqu'au Lac St-Jacques. Il a peu souffert de la civilisation, son habitat n'étant guère cultivable.

Vitis cinerea

Nous l'avons trouvé dans les bois marécageux qui subsistent le long des rivières ou des ruisseaux dans l'Illinois, le Missouri et l'Oklahoma. Il nous a paru plus rare que le *V. riparia*. Il semble avoir des formes beaucoup plus glabres que les descriptions ne l'indiquent, ce qui correspond aux observations de VIALA (1889 p. 34). La distinction d'avec *V. cordifolia* serait alors basée uniquement sur la forme des grappes s'il y en a, et l'époque de floraison que nous n'avons pu observer. En effet, les feuilles présentent de grandes variations et s'il ne semble pas y avoir de *cordifolia* lobés, il y a des *cinerea* cordiformes.

Vitis rubra

Son aire d'extension est donnée comme très limitée, en particulier dans une petite zone de l'Indiana. Cependant nous pensons l'avoir trouvé tout à fait en dehors de cette aire, près de Stillwater, Oklahoma, ce qui confirmerait les indications rapportées par VIALA (1889 p. 88) suivant lesquelles on l'aurait trouvé dans le « Territoire des Indiens » (devenu depuis l'Oklahoma). Son habitat est le même que celui de *V. cinerea* et *V. riparia* : les bois marécageux.

Vitis Lincecumii

Cette espèce se trouve partout en extraordinaire abondance à l'ouest du Mississippi et jusqu'à la limite nord du Texas. C'est presque la seule qu'on trouve actuellement dans les vastes forêts des montagnes Ozark du Missouri. Ces forêts ont été reconstituées depuis 1920, dans cette région de collines accidentées, après la destruction presque totale des peuplements naturels par les grandes compagnies d'exploitation. L'habitat naturel a donc été complètement bouleversé et seule cette espèce semble s'accomoder des nouvelles conditions. La forêt pousse dans des zones pauvres

et arides. C'est dans un sous-bois sec, qui rappelle celui des Préalpes calcaires, que le *V. Lincecumii* prospère.

Nous lui avons trouvé un dimorphisme très net entre des sarments très vigoureux, à entre-nœuds long, dont l'écorce aoûtée porte de petits tubercules presque épineux et des feuilles quinquelobées, et des sarments courts, seuls florifères, à épiderme lisse et à feuilles entières : les premiers sont les formes d'ombre des jeunes plantes et des rejets des plantes adultes, les autres les formes de lumière des plantes adultes.

Il nous a été possible, grâce à l'amabilité de M. E. JOHNSTON, d'Oklahoma City, d'avoir la preuve de l'orthographe du nom de cette espèce. Elle a été nommée par BUCKLEY, d'après le nom de Gideon LINCECUM. Celui-ci écrivait lui-même son nom « LINCECUM » (dans son autobiographie en particulier) et non « LINCECOM » comme GALET (1956 p. 63) semble le croire. (Ce nom qui dérive de « LINCECOMB » était celui d'un prisonnier de guerre anglais établi en France au XIVe siècle, qui avait changé son nom en LINCECUM et avait émigré ensuite aux Etats-Unis. Gideon LINCECUM était son petit-fils. D'après BAILEY (1934 p. 192-193) c'est une simple erreur typographique qui est à l'origine de la confusion.)

Vitis rupestris.

Cette espèce est une des plus mal connues, des américains comme des européens. Son aire, assez vaste, s'étendait, au sud-ouest de l'angle formé par le Missouri et le Mississippi, jusqu'au Texas.

Son habitat semble avoir été mal interprété : VIALA (1889 pp. 81-82) écrit seulement que « dans les ravins la terre noire a été entraînée et le sous-sol caillouteux est mis à nu (...). Les *rupestris* poussent vigoureusement dans ces sols très caillouteux». GALET (1956 p. 64) reprenant MAZADE (1894) qui interprétait lui-même son maître VIALA, signale que « l'habitat des *rupestris* est exclusivement réservé aux milieux éclairés et dégarnis. On ne l'observe jamais dans les bois ou dans les millieux ombragés. » RAVAZ (1902 p. 105) donne comme habitat « les alluvions sableuses ou les de même que les collines ». MILLARDET (1885 p. 183) écrit « elle habite de préférence les bords graveleux des torrents montagneux inondés au printemps, plus rarement (au Texas) les plateaux rocailleux (...) c'est donc une espèce des contrées tempérées chaudes jouissant, en raison de sa préférence pour la région montagneuse, d'une grande rusticité ».

Ces citations font ressortir trois points : le *rupestris* habite les sables et graviers des torrents, les collines ou les plateaux rocailleux des contrées montagneuses (au Texas), il a une grande rusticité.

Ce sont ces deux derniers points qui l'ont fait classer comme résistant à la sécheresse (malgré l'opinion de RAVAZ (1902 p. 110). Son nom suggère les rocailles desséchées. Son type français, le *rupestris* du Lot, provient d'une population subspontanée poussant dans le département de ce nom, dans des endroits secs ou non : talus de la voie ferrée, bords même du Lot près de Cahors. RAVAZ, suivant COUDERC, pense qu'il peut s'agir d'un hybride.

Ce que nous avons vu ne permet pas de suivre entièrement ces opinions. Nous n'avons jamais vu de *rupestris* au Texas. A vrai dire la région de Fort-Worth et de Dallas, où VIALA (1889 p. 81) l'y a trouvé, est tellement envahie par les maisons de ces deux immenses villes qu'il a dû disparaître devant la civilisation.

Au Texas, on trouve en abondance le *V. monticola* dans les situations indiquées par MILLARDET. Sa ressemblance avec *V. rupestris* a peut-être été une source de confusion.

Nous l'avons cherché vainement sur les rares endroits découverts et rocailleux qui ne sont ni pâturés ni boisés : s'il y a existé, le pâturage et la forêt l'ont fait disparaître. Ce n'est qu'après de longues recherches que nous l'avons trouvé là où il pousse c'est-à-dire sur les bords immédiats du lit des torrents. Ce lit est fait d'un gravier dont la surface plus ou moins horizontale est en général à environ un mètre au dessous du niveau de la surface des alluvions formant le fond de la vallée, découvrant sur les bords les racines des arbres qui y poussent, C'est dans cette sorte de banquette que s'implante le *rupestris*, qui couvre alors les graviers, mais non les talus herbeux et ne grimpe jamais dans les arbres ou les buissons. Sa faculté de multiplication végétative est alors évidente : les sarments couchés sur le sol s'enracinent souvent, et on trouve des fragments de troncs, détachés par les eaux en crue, épars dans le lit du torrent où ils se sont enracinés pour donner de nouvelles plantes. En dehors de cet habitat, nous avons trouvé un seul individu, sur un dépôt de graviers destiné à l'entretien des routes, dans un fond de vallée humide.

Dans les quatre stations que nous avons pu voir, l'humidité était manifeste. Des flaques d'eau subsistaient dans le lit du torrent et on peut penser d'après la nature de la végétation que même en période de longue sécheresse, le sous-sol reste toujours humide.

Nous pensons donc que la résistance à la sécheresse du *rupestris* n'a pas des bases aussi solides qu'on l'a cru. La confusion avec le *V. monticola* est peut-être la source de cette opinion.

Un fait intéressant est que les quelques dizaines d'individus du *V. rupestris* que nous avons observées, nous n'avons jamais trouvé ni fruits, ni traces de grappes. Or il existe des *rupestris* femelles et nous n'avons aucune raison de supposer que la répartition des sexes ne soit pas régulière dans cette espèce. Sans écarter la possibilité d'une gelée qui aurait détruit tardivement les fleurs, il nous semble caractéristique que cette espèce qui se multiplie très facilement de manière végétative, semble se passer fort bien de la voie sexuée : c'est un cas probable de la propension de certaines espèces à une forme d'apogamie a été signalée par STEBBINS (1950) et dont nous avons fait état dans un autre mémoire (LEVADOUX, BOUBALS, RIVES ; (1962).

En ce qui concerne la nature hybride du *rupestris* du Lot, nous avons vu des formes très semblables dans la nature aux États-Unis et il ne nous semble pas nécessaire de faire cette hypothèse ; les hybrides de cette espèce que nous avons pu voir sont très nettement différents du type pur et, comme nous l'avons dit, ils ne survivent pas longtemps dans la nature.

Vitis Berlandieri

Quand on parcourt le Texas, le paysage change brusquement au moment où l'on arrive sur la zone des calcaires crétacés. Ce sont, dans les parties plates, d'immenses pâturages ou des cultures sur un sol noir résultant de la décalcification, et dans les collines qui les bordent vers l'Ouest, un type de végétation qui rappelle

beaucoup la garrigue méditerranéenne, avec des sols noirs dans les dépressions et les vallées des torrents.

Le *Berlandieri* pousse alors à partir du début des pentes jusqu'à une altitude qui dépend de la profondeur du sol : plus le terrain est profond, plus il monte haut. En bas il est remplacé par le *Vitis candicans*, en haut, sur les rocailles sèches, par le *V. monticola*.

Il existe alors en très grande abondance, montant dans les chênes « post oak » (*Quercus stellata*) qui remplacent dans cette garrigue notre chêne-vert. Sa végétation n'est jamais très abondante et il ne couvre jamais les arbres, bien que ses troncs soient souvent importants.

Vitis monticola

Cette espèce est manifestement très proche du *Vitis rupestris* dont il a les rameaux fins et brun-rouge clair, les petites feuilles d'un vert glauque. Cependant ses feuilles sont nettement plus petites, très généralement cordiformes ; de plus, sans jamais monter très haut, il grimpe la plupart du temps dans les arbustes des haies et ne forme de buissons isolés qu'exceptionnellement.

Il est moins abondant que le *Berlandieri*, mais on en trouve de nombreux exemplaires. Nous l'avons vu un peu partout entre les villes de Dallas et de San Antonio.

Nous avons trouvé un hybride manifeste de cette espèce avec *V. Berlandieri*, d'une très grande vigueur.

Vitis candicans

Cette espèce remplace au Texas toutes les autres espèces plus septentrionale des zones humides : elle tient la place de *Vitis cinerea*, *Vitis riparia* et *Vitis cordifolia*. Si on la trouve peu dans les forêts c'est que celles-ci sont presque absentes. Bien qu'elle ne soit, paraît-il, pas résistante à la chlorose, au moins comme porte-greffe, et habite surtout l'est du Texas, nous l'avons trouvée partout dans la zone calcaire, chaque fois que la profondeur du sol et l'humidité le permettaient. C'est l'espèce qu'on trouve au bord des cours d'eau et dans les terrains noirs. Sa végétation est d'une vigueur extraordinaire et les arbres où elle grimpe sont complètement recouverts de ses sarments très longs et de ses feuilles vernissées, mêlées à l'abondante pilosité laineuse blanche qui couvre les rameaux et les jeunes feuilles.

Les plantes femelles portent d'abondantes récoltes de grosses baies à la saveur brûlante et désagréable, en petites grappes qui s'égrènent à maturité.

Ses habitats et ceux de *V. Berlandieri* se recouvrent au bas des pentes et on trouve de nombreux hybrides jeunes.

Vitis Longii (= *Solonis*)

Ce type est présumé hybride, encore que l'identité de ses parents supposés soit douteuse. Nous en avons trouvé plusieurs exemplaires dans la campagne près de Yukon (banlieue d'Oklahoma City) ce qui correspond bien à son aire classique. Il y voisine avec des *Vitis cinerea*, des *Vitis riparia* tomenteux et peut-être des *V. Berlandieri*.

Vitis Champini.

Nous n'avons vu cette espèce que dans des collections et il nous a été impossible de la retrouver à l'état sauvage au Texas, dans la zone que nous avons parcourue.

Vitis rotundifolia

Cette espèce est cultivée dans le sud-est des États-Unis. Nous en avons vu de nombreux exemples à Raleigh (Caroline du Nord) et à Meridian (Mississippi). Nous revenons plus loin sur son intérêt et les travaux qu'elle a suscités.

Elle pousse à l'état sauvage dans la même région. Mais son aire naturelle s'étend plus au nord que sa culture et il nous a été possible de la trouver grâce au concours du Dr HULL au sud de Fayetteville (Arkansas) à l'extrême nord-ouest de cette aire, dans une zone de collines au climat très rude, très froid en hiver et très chaud et sec en été, sous une photopériode assez proche de la nôtre. Elle y est très polymorphe et pousse soit sous forme de buissons peu importants, soit sous forme de lianes à assez grand développement.

Les individus provenant de ces stations peuvent présenter un grand intérêt pour l'amélioration de la vigne en Europe, leurs exigences écologiques pouvant s'accomoder sans doute de nos conditions, ce qui n'est pas le cas pour les types plus méridionaux.

Autres espèces

Pour les autres espèces, nous avons pu voir en collection des spécimens intéressants, ou recueillir des renseignements sur leur habitat.

Nos propres collections ont été complétées par les envois des chercheurs à qui appartiennent ces collections, qui nous les ont très généreusement offerts.

MALADIES ET PARASITES

Nous avons eu l'occasion de faire de nombreuses observations et de recueillir des informations sur les différents parasites de la Vigne et les travaux qui leur sont consacrés.

Mildiou

Ce parasite est, on le sait, originaire de l'Amérique du Nord. Il sévit dans toute la partie des États-Unis qui est située à l'est des montagnes Rocheuses. Nous l'avons communément observé, tant dans les collections ou les vignobles, que dans la nature.

Dans les vignes cultivées, il ne constitue pas un problème, bien que la plupart des variétés lui soient sensibles et en soient affectées : les traitements, quand ils ont lieu, sont dirigés uniquement contre le Black-rot et ne protégent en particulier absolument pas les vignes contre le mildiou tardif ; aussi à l'époque où nous les avons parcourues, tous les vignobles que nous avons vus présentaient un aspect

qui eût désolé un viticulteur européen : rameaux défeuillés, feuilles grillées, taches de mildiou partout. Cependant l'aoûtement des bois était normal et personne ne semblait se soucier d'une situation semble-t-il très ordinaire : c'est que les vignes sont cultivées dans des sols extrêmement fertiles et sous un climat très favorable : les pertes de glucides dues au parasite sont largement compensées par la surabondance de leur production ; c'est peut-être une des raisons pour lesquelles les chercheurs s'attachent à l'obtention de variétés très vigoureuses, capables de supporter les énormes rendements qu'on leur demande et la perte précoce de leur feuillage.

Sur les vignes sauvages, on ne le trouve bien entendu pas sur le *V. rotundifolia* (mais on nous a dit que certains hybrides *vinifera* × *rotundifolia* étaient un peu sensibles). Nous l'avons vu surtout sur *Vitis riparia* et également sur *V. Lincecumii*. La saison 1961 ayant été sèche, nous l'avons peu observé sur d'autres espèces.

En Californie enfin, le climat, qui ne comporte pas de précipitations en dehors des mois d'octobre, novembre et décembre, semble être le facteur de l'absence totale du Mildiou, qui donne aux plantations de *vinifera* un aspect très inhabituel pour un œil européen, qu'accentue encore l'absence de trace de produits fongicides.

Phylloxera

Comme le Mildiou dans sa région d'origine, le Phylloxéra n'est pas un problème. Nous avons fréquemment vu des galles en particulier sur le *V. riparia*, mais les plantations d'hybrides de *Labrusca*, d'hybrides européens et même de *vinifera* ne sont pas gênées par le phylloxéra radicicole et durent fort longtemps sur leurs propres racines.

En Californie le problème du phylloxéra des racines (la forme aérienne n'y existerait pas) commence, très longtemps après son introduction, déjà signalée dans le « catalogue » de Busch et Meissner (1885 p. 12) et par Munson (1894 p. 92), à avoir une certaine importance, mais c'est surtout pour la résistance aux nématodes que l'on greffe dans cet État.

Un point intéressant est que, bien que l'utilisation de porte-greffes ne soit pas nécessaire dans l'Est, les stations de recherche la recommandent, car d'importants accroissements de rendement ont pu être obtenus dans des essais de porte-greffes (Shepard 1946), même avec des variétés dont la sensibilité au phylloxéra est du même ordre que celle du greffon.

Black-rot

Ce parasite est celui qui préoccupe le plus les chercheurs de l'Est.

Nous avons entendu deux conférences sur les méthodes d'infections artificielles et les travaux d'amélioration pour la résistance à ce parasite. Le Dr Barrett dont c'est le principal objectif nous a d'autre part exposé ses travaux sur place.

Le Black-rot a été observé à Beltsville dans une collection de variétés spécialement plantée à cet effet. Les notations n'y ont pris une pleine valeur que lentement au cours des années, le parasite ne s'étant répandu que progressivement dans le champ. Les variétés les plus résistantes ont été le *Franklin* et le *Morel Riesling*. (Il s'agit là bien entendu, uniquement de *bunch grapes*, c'est-à-dire d'hybrides de *V. Labrusca*, malgré un nom trompeur.)

Une méthode d'inoculation (due à Barrett, 1953) est employée en serre pour évaluer la résistance de plantes issues de semis.

On utilise des feuilles portant des pycnides (qui se conserveraient 8 mois à —25°C) qu'on trempe dans l'eau pendant 24 heures ; on agite pour obtenir une suspension de spores qu'on pulvérise sur les feuilles des jeunes plants ; ceux-ci sont ensuite maintenus pendant 24 heures sous un fin brouillard, obtenu avec un pulvérisateur à air comprimé. Les taches apparaissent 10 à 20 jours plus tard sous forme d'une légère cloque de la feuille qui se transforme ensuite en la tache nécrosée classique, brune avec une marge foncée.

On a constaté une liaison entre le taux d'accroissement potentiel d'une feuille (rapport entre la dimension au moment de l'infection et sa dimension finale) et sa réceptivité.

En pratique le taux favorable se situe entre 16 et 2 : les très jeunes feuilles et les feuilles adultes ne sont donc pas réceptives ; la réceptivité se situe dans la phase linéaire de la croissance.

Le critère de notation de la sensibilité est la longueur de la période de réceptivité, liée aux taux d'accroissement de taille ; l'invasion secondaire, c'est-à-dire l'extension de la tache au-delà de la marge foncée est un critère d'extrême sensibilité. La présence et le nombre de pycnides et la taille des taches ne sont pas de bons critères, du fait de leur inconstance.

L'influence de la lumière n'a pas été étudiée systématiquement ; elle est probable.

Il n'y a pas de types absolument résistants. On recherche donc une résistance pratique au champ.

D'après Barrett (1953 *b*), l'ordre de sensibilité croissante est le suivant :

1. — *V. cinerea*
2. — *V. rupestris*
3. — *V. Champini*
 V. rubra
4. — *V. bicolor*
5. — *V. cordifolia*
6. — *V. Doaniana*
 V. Longii
 V. riparia
7. — *V. amurensis*

V. vinifera se place évidemment en fin de liste.

Le *V. rotundifolia* n'est pas plus résistant que les autres espèces. Quant aux hybrides français, s'ils sont satisfaisants en ce qui concerne la résistance au Mildiou, ils sont également sensibles au Black-rot.

Toujours d'après les travaux du Dr Barrett et également ceux du Dr Hinrichs (Oklahoma). le *Vitis cinerea* est le géniteur de résistance de choix. Sa résistance au mildiou étant bonne, on se demande pourquoi il n'a pas eu plus de succès comme géniteur en Europe, d'autant plus que sa résistance au phylloxéra est totale, si l'on en croit les allemands (Becker, 1960).

Ses grappes sont très longues et portent de très nombreuses baies dont la petite taille ne devrait pas être un obstacle pour un travail d'amélioration par croisement.

C'est ce travail que le Dr Barrett a entrepris en Illinois : il recherche, à la différence des chercheurs de la côte est, un type aussi proche que possible du *vinifera*

et qui soit résistant au Black-rot et au Mildiou. C'est, en dehors de la Californie, le seul exemple d'une Station qui ait entrepris de prospecter systématiquement les potentialités du matériel sauvage local et ses collections abondantes sont fort intéressantes.

Anthracnose

L'Anthracnose sévit également dans l'est des États-Unis. Elle y prend des formes brutales et peut détruire des rameaux entiers. Il semble cependant exister des formes de résistance transmissible, puisque des clones ont pu être sélectionnés à partir de semis après élimination naturelle des invidus sensibles, en particulier par LOOMIS (1950). Ceci confirme l'opinion de VIALA (1889 p. 285) : « on est amené à admettre que, comme beaucoup d'autres espèces de plantes, le champignon de l'Anthracnose est indigène dans les deux continents ».

Autres maladies

C'est surtout en Californie qu'on rencontre les autres maladies cryptogamiques de la vigne, qui sont en fait des maladies proches de celles qui existaient anciennement en Europe.

L'Esca se présente sous des formes symptomatologiques différentes, car ici l'accroissement annuel des troncs est tel qu'il semble qu'il puisse renouveler chaque année suffisamment de tissus conducteurs pour que la maladie ne tue pas les ceps comme elle le fait en France. Les symptômes classiques n'apparaissent en général que sur un bras à la fois et le cep se rétablit ordinairement par la suite.

En l'absence de la démonstration de l'identité de l'agent pathogène par infection artificielle, les pathologues de Davis émettent des doutes sur l'hypothèse classique du *Stereum necator* d'autant plus que la formation d'amadou dans le tronc n'est pas constante sur des souches présentant les symptômes externes, même si le traitement classique à l'arsenite de soude s'y avère efficace (HEWITT, 1952).

Un symptôme supplémentaire observé en Californie est l'apparition de taches sombres en aréoles sur les baies, qui lui a donné son nom local de « black measles ». Il est évident qu'en Europe, où l'Esca détruit les baies, on n'a pas l'occasion de l'observer.

Le traitement à l'arsenite de soude est efficace, mais on a observé (HEWITT, 1952) des effets dépressifs chez certaines variétés.

Dead arm (Bras mort). — Cette maladie ressemble à notre Excoriose, à cette différence près qu'elle provoque, comme son nom l'indique, la mort de bras entiers. Elle est produite par *Phomopsis viticola Sacc.* (PINE, 1959). Elle est répandue partout, mais de manière très sporadique.

MALADIES A VIRUS

C'est sur les maladies à virus que les observations que nous avons faites et les renseignements que nous avons recueillis se sont révélés les plus intéressants.

En effet, les chercheurs de Californie, en particulier, jouissent de très importants

moyens de travail en personnel et en matériel ; abordant le problème sans aucune tradition ancienne, ils ont été préservés du respect des idées reçues. Enfin il nous a semblé que les conditions du milieu californien sont exceptionnellement favorables à l'expression des symptômes des diverses maladies à virus. Cet ensemble de circonstances fait que, bien qu'ils aient abordé tardivement le problème, les pathologues de Davis sont de loin actuellement les plus avancés dans le monde sur ce sujet.

Leur grande prudence se manifeste par un retard considérable de la publication des résultats, ce qui fait que nous avons pu nous mettre au courant de faits acquis dans les quatre dernières années, mais qui ne sont pas encore publiés. Elle se manifeste aussi dans le fait que tout ce qui est avancé comme certain est toujours étayé par la preuve tangible de cette certitude. Aussi bien rendrons-nous compte de choses que nous n'avons pu vérifier personnellement dans le temps très court que nous que nous avons passé à Davis, mais qui nous ont été dites par nos collègues américains.

Dégénérescence infectieuse

Symptômes. — Ce terme groupe bien, de l'avis des chercheurs de Davis, l'ensemble des formes observées en Europe, c'est-à-dire les déformations foliaires associées à la mosaïque et à un rabougrissement qui correspondent au type II de VUITTENEZ (1958), formes qui sont appelées « fan leaf » (feuilles en éventail), ainsi que la panachure « yellow mosaïc » qui prend à l'automne la forme du « vein banding » que nous avons évidemment seule observée, en particulier sur *Grenache* et *Colombard* ; ce dernier symptôme est une panachure d'un jaune en général plus crème que celui de la panachure de printemps, et qui est nettement associé dans sa répartition topographique sur le limbe avec les nervures d'ordre 2, sous forme de bandes claires (fig. 1)

Cet ensemble de symptômes est transmis par le sol, en taches. La désinfection du sol par les fumigants est alors efficace pour supprimer son pouvoir infectieux de de manière analogue à ce qui se passe dans les essais de VUITTENEZ (1957) en France.

Transmission. — C'est cet ensemble de symptômes considérés comme résultant de la présence de plusieurs types d'un même virus dont la transmission dans le sol par les nématodes du genre *Xiphinema* a eté démontré directement par HEWITT, RASKI et GOHEEN (1958).

Il est bon de noter que ces auteurs avaient essayé au préalable de vérifier l'hypothèse de la transmission par le Phylloxéra : « extensive test with Phylloxera failed to transmit the virus from diseased to healthy plants. The results of these tests confirm the observations and tests of others » (HEWITT, GOHEEN, RASKI, 1958 p. 587), c'est-à-dire : « des essais importants avec le phylloxéra ne réussirent pas à transmettre le virus des plantes malades aux plantes saines » (en pots de terre stérilisés avant l'essai). Ces résultats confirment les observations et les essais d'autres auteurs (LYKIARDOPOULO 1940, NYSTERAKIS 1947, VUITTENEZ 1952) », auxquels on peut ajouter MAILLET (1952), BRANAS 1962, et BRANAS et *al.* (1946).

Contrairement à ce qu'écrit ce dernier (BRANAS, 1962), et comme le montre une lecture soigneuse de l'article de HEWITT, GOHEEN et RASKI (1958), ce n'est pas seulement avec une terre infectieuse provenant de vignobles phylloxérés, mais avec des nématodes prélevés un à un dans une suspension acqueuse, et dans un sol n'ayant jamais porté de vigne et préalablement stérilisé, que cette démonstration a été faite.

Dernièrement, la rémanence du virus dans les nématodes a été étudiée : il n'y subsiste pas au-delà de soixante jours.

Désinfection du sol. — Nous avons vu un essai de désinfection du sol très spectaculaire, où l'augmentation de vigueur signalée déjà par VUITTENEZ (1958) était parti-

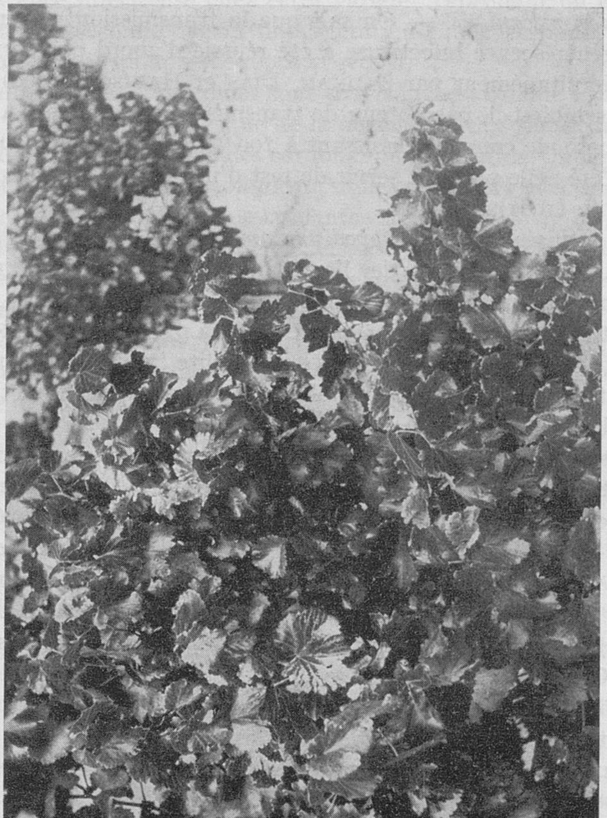


FIG. 1. — *Cep de* Grenache, *atteint de vein-banding (vallée de Napa, Californie)*

culièrement nette. Dans ces essais le sulfure de carbone s'est révélé supérieur au dichloropropane-dichloropropène.

Cependant des réinfections se manifestant après quelques années, il est apparu que dans ces sols très profonds de la vallée de Napa, les racines n'étaient tuées que jusqu'à un mètre de profondeur environ : lorsque les racines de la nouvelle plantation atteignent des profondeurs plus grandes, elles sont réinoculées. Un essai de destruction des racines en profondeur a donc été réalisé, en appliquant un débrous-

saillant au 2. 4. D — 2. 4. 5. T sur le feuillage de la vigne, avant l'arrachage : les pulvérisations ne sont efficaces qu'à la fin de la végétation et des sondages ont permis de vérifier que les racines étaient alors tuées jusqu'à trois mètres de profondeur.

Le système préconisé maintenant est donc le suivant : pulvérisations de débroussaillant à l'automne, arrachage, repos de deux ans, fumigation puis replantation.

Transmission mécanique. — On sait que la transmission mécanique du ou des virus de la dégénérescence infectieuse a été réussie d'abord par VUITTENEZ (1960), puis presque simultanément par CADMAN, DIAS et HARISON (1960) Cependant ces auteurs n'ont, semble-t-il, pas obtenu de transmissions régulières. A Davis on nous a présenté la méthode comme réussissant à 100 %, à l'exception toutefois des essais faits pendant l'été ; elle pourrait servir de test d'indexage. C'est ce qui est confirmé par BRÜCKBAUER (1961).

Les hôtes utilisés sont *Chenopodium amaranticolor, Amarantus sp.* et *Gomphrena globosa.* On broie au mortier l'extrémité (15 mm environ) d'une jeune racine obtenue sur une bouture à un œil plantée dans du sable ou de la vermiculite. Le broyage est fait dans un tampon phosphaté 0,1 M à pH 7 avec 1 % de carborundum. On dilue ensuite dans une suspension à 1 % de celite (terre de diatomées dans la proportion 1/25 et on applique sur la feuille de l'hôte au moyen d'un tampon de coton fixé au bout d'une baguette de bois.

Le Chénopode doit être légèrement étiolé et cultivé en jours suffisament longs pour ne pas entrer trop vite dans la phase reproductive ; les symptômes apparaissent 10 jours à 30 jours après l'inoculation, sous forme de taches décolorées et d'un gaufrage du limbe associé à ces taches, à la base des feuilles ; les apex sont ensuite tués et se nécrosent ; la plante peut mourir ; si elle survit, elle prend un aspect buissonnant caractéristique dû au développement de plusieurs bourgeons axillaires.

Chez *Gomphrena* qui est un meilleur matériel, les symptômes sont légèrement plus précoces. On inocule des plantes ayant trois paires de feuilles développées. Les symptômes sont des déformations des feuilles qui se développent ultérieurement : elles présentent une torsion caractéristique dans leur plan :

De ces plantes hôtes, le virus a pu être retransmis mécaniquement à *Nicotiana tabaccum, Nicotiana rustica, Phaseolus vulgaris* (avec des différences variétales). Les symptômes sont assez constants sur toutes ces espèces.

Il a été de plus possible de faire vivre des nématodes sur des racines d'Amarante infectée mécaniquement, puis, en inoculant avec ces nématodes isolés, des plantes de *rupestris St-Georges* sain, de lui transmettre le virus. Ceci est important, car il semble que les taches de dégénérescence soient souvent associées à des symptômes sur adventices (BRANAS, 1961) (CIFERRI et *al.*, 1960) ; d'autre part on sait l'importance de l'Amarante comme adventice dans les vignes, en particulier les champs de pieds-mères de porte-greffes ; enfin et bien que cet argument n'ait qu'une valeur d'analogie, cette expérience montre que les nématodes, animaux polyphages, sont capables de transmettre le virus d'une plante d'un genre éloigné à la Vigne, ce que le Phylloxéra, strictement inféodé au genre *Vitis*, ne pourrait jamais réaliser.

Test d'indexage. — Le test d'indexage utilisé à Davis diffère légèrement, dans sa réalisation sinon dans son principe, de celui de VUITTENEZ. Il consiste à faire pousser une bouture à deux yeux de la variété utilisée comme index. Quand la pousse a

environ 20 à 25 cm de long, on greffe un œil, ou même un simple fragment de tissu de la plante à indexer, dans le bois même de la bouture, sous la pousse. La greffe utilisée est une greffe en fente latérale. On ne laisse pas pousser l'œil de ce greffon.

La variété index est le *rupestris St-Georges* (= du Lot). Dans la plupart des cas les symptômes apparaissent sous forme des déformations foliaires caractéristiques de la dégénérescence infectieuse chez cette variété ; cependant on conserve les assemblages pour une seconde saison de végétation : une certaine proportion des infections n'apparaissent qu'après le repos végétatif.

Dans un milieu où les symptômes sont très tranchés, comme c'est là-bas le cas, et étant donné l'aspect caractéristique de la dégénérescence sur le *rupestris* du Lot, on se dispense alors de la recherche des cordons endocellulaires. On nous a dit d'autre part qu'on considère leur présence comme un signe certain de l'infection, mais que leur absence ne donne pas la certitude que la plante est saine.

Cette méthode a plusieurs avantages : elle est plus simple à réaliser et donne un meilleur pourcentage de réussite des greffes elles-mêmes ; elle est semble-t-il plus rapide ; elle demande beaucoup moins de travail puisque les coupes et les examens microscopiques sont supprimés ; elle permet enfin d'indexer des espèces qui ne se greffent pas avec les *Euvites*, comme le *Vitis rotundifolia* ou les *Ampelopsis*, car la reprise effective de la greffe n'est pas nécessaire.

Thermothérapie. — Déjà connue pour d'autres espèces comme les fraisiers et les framboisiers, cette méthode est employée à Davis depuis au moins trois ans.

Des plantes obtenues à partir de boutures à 2 ou 3 yeux sont placées après deux ou trois mois de végétation dans une chambre à 37° ; on laisse autant de bourgeons que possible et on pince les extrémités pour favoriser leur croissance : au bout de cinq semaines, les extrémités (environ 5 cm) des nouvelles pousses ainsi obtenues sont prélevées et enracinées sous brouillard continu puis transférées dans des pots de terreau ; on les remet quelques jours sous brouillard pour atténuer le choc de la transplantation et on les élève en serre avant de les placer en pépinière, puis de les planter définitivement dans la collection des souches mère de matériel sain, le « foundation square ».

En effectuant des prélèvements échelonnés on a déterminé par indexage par greffe, et par transmission mécanique, qu'au bout de cinq semaines toutes les jeunes plantes obtenues sont exemptes de virus. En pratique et pour plus de sûreté, on laisse les plantes trois mois en chambre chaude.

Nous avons pu voir les différents stades de l'opération, et, en particulier, les plantes guéries côte à côte avec les témoins malades, ainsi que les premiers clones guéris dans la collection de vignes mères (« foundation square »), qui avaient été mis en place en 1961 et portaient déjà une belle récolte de greffons.

Nous avons pris connaissance à notre retour, du travail de GALZY (1961) qui confirme pleinement ces résultats. Cependant la méthode employée par M^me^ GALZY est beaucoup plus compliquée, puisqu'elle fait intervenir la culture de bourgeons sur milieu gélosé en conditions stériles, au lieu de la simple mise en chambre chaude de plantes entières en pots. Il ne semble pas, d'autre part, que des vérifications par indexage aient été effectuées pour vérifier la réalité de la guérison. Nul doute d'ailleurs qu'elles ne soient positives si elles ont lieu.

Depuis notre retour, GIFFORD et HEWITT (1961), ont publié les résultats de leur

premiers essais dans cette voie. Leur méthode comportait également le passage par la culture sur milieu gélosé d'extrémités de tiges excisées, et nous avons pu voir ces cultures. Cependant la thermothérapie proprement dite est effectuée sur les plantes entières elles-mêmes. Il semble que la méthode ait été modifiée par la suite pour se passer de la culture sur milieu gélosé en excisant des fragments plus importants qui sont directement enracinés sous brouillard.

Enroulement foliaire

L'enroulement foliaire, « leaf roll », est une maladie à virus très répandue aux États-Unis et surtout en Californie.

Cette extension vient certainement de l'utilisation inconsidérée, lors des replantations précipitées faites après la fin de la prohibition, de porte-greffes prélevés n'importe où.

Symptômes. — L'enroulement se manifeste de manière très diverse suivant les variétés. Il existe sans doute, de plus, plusieurs types différents du virus, qui induisent des symptômes différents, surtout par leur intensité, chez la même variété.

Certaines variétés ne présentent aucun symptômes : c'est le cas du *rupestris* du Lot, porte-greffe très employée en Californie et qui est certainement responsable de l'extension actuelle de la maladie.

Chez d'autres, comme l'*Emperor*, la maladie ne se manifeste que par une absence de la coloration normale rouge des fruits et des décolorations peu visibles des feuilles ; enfin les cépages noirs présentent un rougeau intense, les blancs une flavescence prononcée, accompagnés d'un enroulement plus ou moins accusé des feuilles, qui va d'une révolution légère du bord du limbe jusqu'à la feuille en cigare.

Transmission. — La maladie ne semble se transmettre que par la greffe : nous avons pu voir dans une vigne de Melon (qui présente un enroulement intense) âgée d'au moins 25 ans, infectée à 99 %, des souches sans symptômes, isolées au milieu des souches malades.

Tous les essais de transmission mécanique ont échoué.

Ces deux circonstances font qu'il n'est pas possible de réunir enroulement et dégénérescence infectieuse dans un même ensemble.

Indexage. — Après avoir utilisé l'*Emperor* comme variété index et la couleur de ses fruits comme symptôme, les chercheurs de Davis se sont tournés vers le *Mission* qui présente un jaunissement internervaire caractéristique quand il est infecté Dernièrement, la réaction de choc extrêmement grave du *Baco 22 A* à l'enroulement a été découverte.

Le système employé est le même que pour la dégénérescence infectieuse.

Les plantes de *Baco 22 A* inoculées d'un greffon infecté manifestent un rabougrissement très accusé, les feuilles, qui restent petites, s'enroulent en parapluie et présentent une flavescence spectaculaire. La similitude avec la flavescence dorée s'arrête d'ailleurs là.

Il est remarquable qu'on n'ait apparemment jamais rapporté en France d'observations sur un enroulement lié au greffage du *Baco 22 A* sur certaines variétés ou

provenance de porte-greffes : on peut en conclure soit que de manière très générale ceux-ci sont indemnes, soit que les conditions de milieu différentes induisent un comportement différent du *Baco 22 A*, soit enfin que les clones de *Baco 22 A* utilisés en Californie, qui proviennent de quelques ceps de collections, sont porteurs d'un virus latent qui agirait en synergie avec celui de l'enroulement pour provoquer les symptômes spectaculaires que nous avons vus.

Dans les conditions du vignoble californien, les feuilles des cépages rouges ne rougissent que dans trois circonstances : en cas d'enroulement, de carence en potasse ou d'attaque de Tetranyques (il n'y a pas d'asphyxie racinaire dans ce pays sans eau) ; cette situation est déroutante pour un français habitué à penser que les cépages noirs rougissent à l'automne. On l'admet, évidemment, quand on a vu, comme nous, des souches saines de *Carignan* dont les feuilles senescentes étaient exclusivement jaunes. La vérité est que, dans le vignoble français, il y a deux sortes de rougissement : un rougissement tirant sur le brun qui accompagne le rougeau physiologique ou infectieux et se superpose en général à un limbe vert, et un rougissement vermillon qui se superpose à un limbe jaune.

Il s'agit vraisemblablement de carences diverses dans le deuxième cas : le caractère distinctif entre la carence en potasse et l'enroulement infectieux est que la première entraîne un rougissement qui commence aux feuilles du milieu du sarment, le second aux feuilles de la base.

Notant à notre retour en trois classes la présence d'enroulement dans une vigne de *Merlot*, nous avons trouvé 60 souches de la classe la plus rouge et la plus enroulée, sur 828. Comme nous possédions des clones issus de certaines de ces souches enroulées, nous avons pu vérifier le caractère permanent de l'enroulement, les clones présentant uniformément le même aspect que leur souche mère, ce qui exclut dans leur cas l'hypothèse d'un enroulement physiologique.

Enfin, en tirant au hasard 60 souches sans symptômes dans le même essai, nous avons comparé les moyennes de rendement sur six années de récolte (1956 à 1961).

	60 souches « enroulées »	60 souches sans symptôme
Rendement moyen par souche..........	0,915 kg	1,359 kg
Degré réfractométrique moyen par souche	18,88	20,02

Yellow vein (*nervures jaunes*)

Cette maladie à virus se traduit sur les feuilles par un jaunissement en petites taches toujours plus ou moins associées aux nervures. Le jaune est un jaune verdâtre chaud, différent à la fois du jaune franc de la panachure, du jaune de la chlorose et du crème du *vein banding*. Dans certains cas, les nervures principales sont jaunes sur sur presque toute leur longueur. Le plus souvent, le jaune affecte seulement un lobe de la feuille.

Transmise apparemment par le sol, cette maladie, que nous avons vue sur *Carignan*, y provoque une coulure et un millerandage intense ainsi qu'une nette augmentation de vigueur, qui fait ressortir les souches atteintes au milieu des autres.

L'inoculation par la greffe ne provoque de symptômes, très lents (trois ans) à apparaître, que chez certains cépages ; chez d'autres (*Mission*, *Zinfandel*), il n'en apparaît pas, encore qu'on puisse vérifier la réalité de leur infection par transmission

mécanique ; enfin, certains cépages (*Rupestris du Lot, 5 BB*) semblent rebelles à l'infection, car il n'a pas été possible de retrouver le virus chez eux après inoculation.

La transmission mécanique au Chénopode est très facile, même à partir de jeunes feuilles. Les symptômes sont très caractéristiques : ils sont constitués par un jaunissement limité aux nervures, qui apparaît comme un réseau sur la feuille. Ils sont donc très différents de ceux de la dégénérescence infectieuse. Ce virus a été transmis également au tabac (*N. rustica* et *N. tabaccum*) et au haricot.

Une virose du *Merlot*, qui se manifeste par la stérilité des souches, le géotropisme des sarments qui s'aoûtent mal, les *entre-nœuds* restants verts, une vigueur diminuée, et la permanence des feuilles pendant très longtemps, même après les gelées, semble pouvoir être rapprochée de ce *yellow vein*.

Liber liégeux (« *Rough bark* » ou « *corky bark* »)

Nous avons vu cette maladie sur *Carignan* dans la vallée de Napa. Ells se manifeste par des blessures longitudinales en fente du sarment, avec formation d'un bourrelet de cicatrisation. Très régulièrement ce symptôme s'accompagne de la mort d'un ou plusieurs coursons de la souche.

Nous l'avons vu associé à une panachure vraie qui ne se transmettrait pas par greffage, alors que le liber liégeux se transmet, tout en ne manifestant pas toujours de symptômes.

Un index de choix est constitué par un descendant de croissement 1613 C × Sultanine, qui est tué par le virus.

La Maladie de Pierce

La maladie de Pierce est la maladie à virus de la vigne la plus anciennement connue : elle a une grande quantité d'hôtes (plus de 100 espèces de 41 familles) dont la vigne semble être un des plus accidentels. L'écologie de ses vecteurs, cicadelles des régions chaudes, la cantonne dans le sud des États-Unis. Nous en avons vu à Meridian et également dans la vallée de Napa. Si les variétés du Sud, en particulier le *V. rotundifolia* sont plus ou moins tolérantes, les *vinifera* sont tués en trois ans. En Californie elle est associée aux ruisseaux, où la végétation spontanée sert de réservoir. Les cicadelles en émigrent quand la sécheresse tue cette végétation et les en chasse. Elles ne piquent qu'un seul cep de vigne et ne transmettent donc pas le virus de cep à cep. Ce qui fait que la destruction de la végétation spontanée la supprime aisément. La répartition des souches atteintes le long des ruisseaux est très caractéristiques de ce mode d'infection.

Maladies à virus dans la nature

Nous avons constamment surveillé la présence de symptômes de virus sur les vignes sauvages que nous récoltions. La période où nons les avons vues était évidemmeut très peu favorable à ce genre d'observations. Sur le feuillage, à part quelques symptômes analogues à ceux de la carence en magnésium, observés principalement sur *V. candicans* et qui peuvent être un signe de maladie de Pierce, nous n'avons jamais vu de symptômes. Sur les tiges, nous avons observé en tout et pour tout, une fourche sur un spécimen de *V. rupestris*.

Il est beaucoup trop tôt pour tirer de ces observations la conclusion que les viroses n'existent pas dans la nature. Seul l'indexage systématique des clones introduits en collection permettra d'avoir une idée de leur distribution : les vignes américaines, nous l'avons vu, peuvent très souvent porter et transmettre des virus sans manifester de symptômes visibles.

LES VITICULTURES AMÉRICAINES ET L'ORIENTATION DE L'AMÉLIORATION DE LA VIGNE AUX ÉTATS-UNIS. INDICATIONS A EN TIRER

La vigueur des vignes cultivées est nettement plus grande aux États-Unis qu'en Europe. Elles sont plantées sur des sols profonds, fertiles, sous un climat extrêmement favorable, la température et la luminosité étant bien plus grandes pendant la période de végétation que dans nos régions.

En fait, pour que la viticulture soit rentable, il faut qu'elle donne des rendements de l'ordre de 120 à 150 hectolitres à l'hectare, avec des teneurs en sucre correspondant à 12 degrés d'alcool au moins.

De plus, quand la variété cultivée appartient au *Vitis vinifera* et qu'elle se trouve dans un milieu favorable, le vin obtenu, qui conserve très nettement les caractères distinctifs de la variété, tout en ayant un caractère très original, peut être d'un niveau de qualité tout à fait comparable à celui de nos meilleurs crus.

Notons en passant que l'interaction entre variétés et milieu est au moins aussi marquée en Californie qu'en Europe : bien qu'obligés pour des raisons commerciales de produire une gamme de vins plus ou moins heureusement réussis, les viticulteurs de la vallée de Napa par exemple, sont conscient de la nécessité de rechercher les combinaisons les meilleures pour individualiser des crus.

Il n'en reste pas moins qu'on a ici l'exemple d'une viticulture où l'équilibre entre la production et la qualité se situe très loin de ce qu'on admet en Europe. C'est une indication supplémentaire qui vient s'ajouter à celles qu'on commence à posséder en France, que, moyennant une transformation judicieuse des méthodes de production, la vigne est capable de s'adapter pour donner un rendement élevé sans que la qualité du vin en pâtisse.

Les méthodes de sélection sont donc orientées vers l'obtention de variétés qui sont capables, grâce à une très grande vigueur, d'accumuler beaucoup de sucre dans une grande masse de raisin, tout en ayant une grande longévité.

On ne peut prendre modèle sur l'une ou l'autre des viticultures des États-Unis pour orienter nos travaux : en Californie le problèmes des maladies ne se pose pas, sauf peut-être pour l'oïdium, à l'Est ; le « bunch grape » est trop éloigné de nos exigences ; de plus, comme nous l'avons vu, ce ne sont pas, dans cette région, les problèmes qui nous intéressent qui sont les plus importants.

En faisant cependant une synthèse des travaux que nous avons vus, il est possible de faire des observations de grande valeur pour nos propres préoccupations.

L'obtention de variétés nouvelles de *vinifera*, permet actuellement à la Californie,

d'envisager non seulement une transposition de nos meilleures variétés (*Pinot, Cabernet Sauvignon*) dans des milieux favorables, mais encore la création de toutes pièces de crus réunissant milieu et variétés encore mieux adaptées. C'est un avertissement pour ceux qui voudraient s'opposer à l'introduction et même à l'expérimentation de cépages nouveaux dans une région donnée au nom de la tradition ancestrale.

L'exemple de la région de l'Est montre qu'une fois débarrassées du mildiou et du phylloxéra, les vignes qui ne seraient plus traitées, auraient à faire face au black-rot et à l'anthracnose : certains cultivateurs d'hybrides, en font en France, la cruelle expérience.

Si le « bunch grape » ne répond pas à nos exigences, des travaux d'amélioration, comme ceux du Dr BARRETT et du Dr HINRICHS, sont cependant extrêmement intéressants pour nous. Ce qui en ressort, c'est l'erreur fondamentale qui a fait des *Vitis Lincecumii, V. rupestris,* et aussi *V. Labrusca,* la base des hybrides français. En se basant uniquement sur l'observation des phénotypes et la notion de l'hérédité par mélange, on a sous-estimé les possibilités de l'amélioration des plantes : en partant de ce qui était le plus proche du but à atteindre, on espérait l'atteindre plus vite.

La méconnaissance de la valeur du *Vitis cinerea,* reste à ce point de vue un mystère VIALA (1889 p. 34), pourtant prompt à écarter une espèce de ce qu'il considère comme utilisable, lui accorde un certain intérêt, mais il pensait évidemment uniquement à l'obtention de porte-greffes, RAVAZ (1902 pp. 174-175) la trouve sans intérêt pour la vinification, et considère sa mauvaise reprise de bouture comme redhibitoire : « elle ne présente pas assez d'avantages pour qu'on puisse passer sur cet inconvénient ». MILLARDET (1885 p. 198) était pourtant plus optimiste et « attendait de ses hybrides des produits remarquables, eu égard à la grandeur et à la qualité de son raisin » GALET (1956 p. 97) le considère comme sans intérêt, à cause de sa sensibilité à la chlorose, de sa mauvaise reprise de bouture et sur la foi de ses hybrides avec le *vinifera, Jacquez* et *Herbemont,* cépage interdits, qui sont sensibles aux maladies cryptogamiques.

Il semble que les échantillons importés à l'époque soient venus de régions méridionales : ses bois s'aoûtent mal et, ne trouvant pas d'avocats pour son utilisation comme porte-greffe, il n'a pas non plus tenté les obtenteurs de producteurs directs.

Or cette espèce réunit, nous avons vu, une résistance excellente au phylloxéra (démontrée par MILLARDET), une bonne résistance au mildiou, la meilleure résistance possible au black-rot, une grande vigueur (fig. 2), des grappes très grandes et une variation génétique très importante, liée à son aire d'extension presque aussi étendue que celle du *V. riparia.* On ne sait rien, à part ce qu'en dit MILLARDET, sur ses qualités technologiques et leur variation. BARRETT (1955) et BECKER (1960) ont publié des résultats obtenus dans des descendances d'hybrides de *V. cinerea.*

Les chercheurs allemands ont en effet reconnu l'intérêt de cette espèce depuis plusieurs années, comme géniteur de porte-greffes.

Le Dr BARRETT nous a indiqué que ses résultats suggèrent que le sens du croise ment n'est pas indifférent en ce qui concerne la résistance au black-rot : il semble que l'on trouve plus de descendants des classes de résistance les plus élevées dans les croisements où le *V. cinerea* est utilisé comme mâle.

Une autre espèce qui peut avoir un intérêt, à beaucoup plus longue échéance il est vrai, est le *V. rotundifolia.*

Les variétés cultivées de cette espèce ne peuvent vivre en France : elles sont

beaucoup trop méridionales. D'autre part, le croisement du *V. rotundifolia* avec les *Euvites* est difficile. Il ne réussit que dans le sens *Euvites* × *V. rotundifolia*. Il semble y avoir de grosses différences entre les variétés d'*Euvites* pour la faculté de fécondation par le pollen de *V. rotundifolia*.



FIG. 2. — *Ensemble d'une souche de V. cinerea (Barrett n° 9) dans les collections de l'université de l'Illinois*

L'introduction de types venant de l'extrême nord-est de l'aire de l'espèce devrait permettre de cultiver le *V. rotundifolia* sous notre climat, les conditions thermiques et photopériodiques de cette zone se rapprochant des nôtres.

L'utilisation de cette espèce donne lieu à des interprétations diverses suivant qu'on s'adresse aux chercheurs de l'Est ou à ceux de Californie.

A l'Est, on nous a présenté la fertilité des hybrides comme facile à rétablir par la diploïdisation de l'hybride F_1 qui est stérile.

On nous a montré à Raleigh des descendants du croisement Alphonse Lavallée × *V. rotundifolia* qui portaient des fruits roses. Or cette couleur serait absente chez le *V. rotundifolia*. De même nous y avons vu des hexaploïdes du traitement à la colchicine d'hybrides triploïdes provenant de la fécondation d'un gamète non réduit par un gamète normal. Le croisement des hybrides F_1 par l'un et l'autre parent serait facile. On obtiendrait alors des plantes à 38, 39 ou 40 chromosomes, celles à 38 et 40 chromosomes étant fertiles.

En Californie au contraire, le professeur Olmo s'est heurté à une stérilité constante chez les très nombreux hybrides qu'il a obtenus, et nous avons pu constater que le traitement à la colchicine était impuissant à rétablir la fertilité. Les *V. rotundifolia* eux-mêmes semblent s'y féconder difficilement certaines années : en 1961 ils n'ont pas donné de fruits.

Cependant, la stérilité de ces hybrides n'a pas empêché leur utilisation comme porte-greffes : ils ne présentent pas en effet, l'incompatibilité à la greffe avec les *Euvites*, ni l'impossibilité de bouturage de *V. rotundifolia*.

Nous avons vu à Davis une parcelle de *Sultanine* greffée sur de ces hybrides avec une reprise qui, pour n'être pas aussi satisfaisante qu'avec un *Euvitis*, était fort encourageante.

V. monticola. — Cette espèce a connu le même sort que le *V. cinerea*, sans doute pour les mêmes raisons, en particulier son mauvais enracinement. Son habitat naturel laisse pourtant prévoir au moins une bonne résistance à la sécheresse, et sans doute à la chlorose. Viala (1889 p. 64), tout en reconnaissant que sa baie « a un goût franc un peu acerbe » qui justifie la supériorité que lui accorde Buckley » sur les raisins américains », écrit sans beaucoup de justifications que « *V. monticola* n'entrera probablement pas dans la culture.... » Sans doute sa faible vigueur l'avait-elle impressionnée. Mais la suite a montré que les types les plus « vigoureux » comme porte-greffes, n'étaient pas forcément ceux dont les pieds-mères ont la plus grande vigueur.

Si la difficulté d'enracinement des boutures de ces trois espèces doit être tournée par un travail d'amélioration pour conduire à des types cultivables, le sélectionneur doit cependant pouvoir les installer dans ses propres collections.

Le bouturage des *Euvites* difficiles à enraciner (*V. cinerea, V. monticola, V. Berlandieri, V. cordifolia*) peut être réalisé, avec une bonne reprise, si on a soin de maintenir le bas des boutures à une température élevée (de l'ordre de 25 à 30°C) tout en plaçant les bourgeons à une température basse (de l'ordre de 15°) : on ralentit ainsi la croissance des jeunes pousses, ce qui évite une trop grande perte d'eau par évaporation et une trop grande consommation des glucides de réserve de la bouture, tout en assurant à la zone d'enracinement l'apport des facteurs de rhizogenèse qui semblent, chez ces espèces, n'être disponibles que quand des feuilles vertes sont présentes. On réalise ce dispositif en maintenant les boutures dans une serre froide et en chauffant le fond de la couche où elles sont plantées. Cette méthode est due au Dr Barrett.

Les boutures de tiges de *V. rotundifolia* âgées d'un an, donnent des pousses, mais ne s'enracinent pas. Mais le marcottage réussit : c'est la méthode usuelle de propagation. Quand on est obligé de s'adresser à des boutures d'un an, il est possible d'enraciner les pousses provenant des bourgeons de ces boutures par la technique de bouturage sous brouillard qui réussit parfaitement. C'est le Dr Hull qui nous a indiqué ce procédé applicable également aux autres espèces.

EXPLOITATION DES RÉSULTATS OBTENUS

Au cours de notre voyage, nous avons donc recueilli :

— des renseignements précis sur la situation géographique et écologique des espèces qui nous intéressent,

— des échantillons de ces espèces sous forme de boutures, et de graines,

— des enseignements sur les problèmes scientifiques qui intéressent l'amélioration de la vigne,

— diverses techniques pour la mise en œuvre de ces enseignements.

Ce que nous avons pu apprendre, en particulier dans le domaine des viroses, en confirmant et en précisant les données les plus récentes, s'insère tout naturellement dans le travail de notre Station. Après vérification de la possibilité d'utiliser les tests d'indexage, la transmission mécanique de certain virus et la thermothérapie, ces techniques sont incorporées à notre système d'amélioration par sélection clonale. Les premiers résultats sont extrêmement encourageants, puisqu'un essai de thermothérapie a pu confirmer d'ores et déjà que cette méthode rendait un aspect normal aux pousses d'un *rupestris* du Lot atteint de « fan leaf » et que des essais de transmissions mécaniques au *Chenopodium amaranticolor* ont permis de vérifier les possibilités offeıtes par cette méthode.

De même, la technique de bouturage sous brouillard, que nous avions déjà essayée avec succès dès 1958, s'est avérée possible même à partir de très petits fragments d'extrémités de tiges.

Les précisions que nous avons maintenant sur les endroits où rechercher des spécimens intéressants, de manière à constituer une collection permettant un travail vraiment fructueux, nous permettent de penser qu'en trois mois de prospection, il serait possible au cours d'une seconde mission, de réunir facilement 1 500 à 2 000 clones. Nous avons malheureusement aussi éprouvé le coût d'une telle opération, qui est évidemment très élevé.

Le matériel ainsi réuni sera planté sous forme de collection raisonnée, rangée par espèce, et étudié de manière aussi complète que possible.

Les observations doivent porter en effet aussi bien sur les caractères morphologiques que sur les caractères de résistance au champ, aux divers parasites présents dans notre milieu. Chaque clone fera ainsi l'objet d'une description complète, l'ensemble permettant d'une part sous forme de synthèse, une étude générale du genre *Vitis* d'Amérique du Nord, d'autre part une première sélection des types éventuellement utilisables pour l'amélioration.

Cette première phase d'observation sera complétée par des essais destinés à déterminer des propriétés comme la faculté d'enracinement des boutures, la résistance à la chlorose, la résistance aux différents parasites, Phylloxéra, Mildiou, Oïdium, Black-rot, Anthracnose, au moyen d'infections artificielles.

Une troisième étape sera constituée par l'observation, suivant les mêmes méthode de populations obtenues par semis de pépins issus de fécondations intra et interspécifiques.

Nous espérons pouvoir également, au cours de ces travaux, étudier les relations cytogénétiques et phylogénétiques entre les différentes espèces.

Nous comptons enfin, donner sous forme de catalogue de nos collections, un compte rendu périodique de nos résultats, afin de mettre à même d'autres chercheurs de profiter de ce travail.

L'amélioration génétique de la vigne bénéficiera alors d'une base largement établie en vue de l'obtention de variétés d'origine hybride à partir de géniteurs sauvages choisis, non en fonction de critères plus ou moins subjectifs et purement phénotypiques, mais d'une connaissance réelle de la valeur intrinsèque et des potentialités génétiques des clones utilisés comme parents.

Le reste, nous le savons, est affaire de patience, de moyens matériels et aussi de chance.

Reçu pour publication en juillet 1962.

REMERCIEMENTS

Nous ne voudrions pas terminer sans mentionner qu'une entreprise comme la nôtre n'aurait pas pu être réalisée sans l'aide et la compréhension que nous avons trouvé chez de nombreuses personnes et nous pensons de notre devoir de mentionner leurs noms ici :

— Monsieur le Directeur de l'I. N. R. A.,
— Monsieur l'Inspecteur Général de la Recherche Agronomique,
— Monsieur MAYER,
— Monsieur LEVADOUX,

Nos chefs qui ont bien voulu nous encourager et nous aider tout au long de notre travail, et nous faire obtenir son financement.

— Monsieur le Professeur L'HÉRITIER qui nous a apporté sa caution scientifique pour l'obtention d'une bourse de l'OECE-OTAN, M. SAINT-PAUL, par l'intermédiaire de qui cette bourse nous a été accordée par ces organismes, M. R. de WILDE, attaché agricole à Washington , qui nous a puissamment aidé sur place, les chercheurs américains qui nous ont accueilli, reçu, accompagné, guidé, et ont discuté avec nous de leurs problèmes : Dr D. H. SCOTT, Dr H. DERMEN, Dr J. MC GREW, Dr C. F. WILLIAMS, Dr G. D. OBERLE, Mr N. H. LOOMIS, Dr R. M. PETERSEN, Dr H. C. BARRETT, Mr J. BRUNER, Dr J. HULL, Dr H. HINRICHS, Mr. JOHNSTON, Mr U. A. RANDOLPH, Dr AMERINE, Pr H. P. OLMO, Dr WEAVER, Mr MC CUNE, Dr WEBB, Dr C. J. ALLEY, Dr LIDER, Dr NELSON, Pr W. B. HEWITT, Dr A. C. GOHEEN, Dr J. O. VANDAL.

SUMMARY

PROSPECTION OF THE AMERICAN SPECIES OF THE GENUS *Vitis*

This paper is a relation of a mission fulfilled by the author in the United States. Its aim was to prospect the wild species of the genus *Vitis* in this country. Reported are the observations made on those species as well as on the work of the research workers in the field of viticulture of the United States. About two hundred clones have been introduced. Another prospection is contemplated. The future utilisation of the introductions is briefly reviewed. It is planned to issue a periodical catalogue of the collection including the observations made on each accession.

ZUSAMMENFASSUNG

FORSCHUNG NACH AMERIKANISCHEN SORTEN DER GATTUNG *Vitis*

Der Verfasser reiste, 1960, nach den Vereinigten Staaten Nordamerikas um dort Pflanzen von wilden Sorten der Gattung Vitis zu sammeln.

Seine Beobachtungen über diese Sorten und über die Arbeit der, in den Vereinigten Staaten mit Weinrebe beschäftigten Forcher, werden geschildert.

Ungefähr 200 Klone wurden eingesammelt. Eine zweite Reise ist geplant. Das Benutzungsprogramm der eingesammelten Pflanzen wird kurz besprochen.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAILEY L. H., 1934. Vites peculiares ad Americam Borealem. *Gentes herbarum*, **3**, 151-244.

BARRETT H. C., 1953 *a*. A large scale method of inoculating grapes with the black-rot organism. *Plant. Dis. Reptr.*, **37**, 159.

BARRETT H. C., 1953 *b*. A survey of black-rot resistance of the foliage of wild grapes species. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **62**, 319-322.

BARRETT H. C., 1955. Black-rot resistance of the foliage on seedlings in selected grape progenies. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **66**, 220-224.

BECKER H., 1960. Untersuchungen an hochresistenten Unterlagen. *Weinb. u. Keller*, **7**, 291-300.

BRANAS J., 1961. Le court-noué vu par les praticiens. *Progr. Agric. Vitic.*, **156**, 275-280.

BRANAS J., BERNON G., LEVADOUX L., 1937. Note sur la transmission par le sol de la dégénérescence de la vigne. *Rev. vitic.* **87**, 2258, 263-268.

BRANAS J., BERNON G., LEVADOUX L., 1946. Nouvelles observations sur la transmission du court-noué de la vigne. *Progr. Agric. Vitic.*, **125**, 20-25, 42-48, 82-83.

BRÜCKBAUER H., RÜDEL M., 1961 *a*. Untersuchungen über die Viruskrankheiten der Rebe II. Mechanische Übertragung der Reisigkrankheit auf kräutige Testpflanzen. *Wein Wissensch.*, **16**, 113-134.

BRÜCKBAUER H., RÜDEL M., 1961 *b*. Untersuchungen über die Viruskrankheiten der Rebe. III. Samenübertragbarkeit der Reisigkrankheit des Silvaners bei einer Testpflanze sowie Untersuchungen über die evtl. Vorkommen des Virus in Weinbergsunkräutern. *Wein Wissensch.*, **16**, 187-189.

BREVIGLIERI N., 1954. La viticoltura nelli Stati Uniti con particolare riguardo alla California. *Atti. Acad. Ital. Vitis*, **6**.

BUSH, fils, MEISSNER, 1885. *Catalogue illustré et descriptif des vignes américaines.* 2e éd. trad. par L. BAZILLE Montpellier C. COULET, 223 pp.

CADMAN C. H., DIAS H. F., HARRISON B. D., 1960. Sap transmissible viruses associated with diseases of grapes in Europe. *Nature*, **187**, 577-579.

CIFERRI R., CORTE A., SCARAMUZZI G., 1959. Suscettibilità di piante arboree alla sindrome virosica della « degenerazione infettiva » della vite. *Atti. Ist. Bot. Lab. Critt. Univ. Pavia, ser.* **5**, 16, 335-336.

ÉCOCHARD R., 1961. Les bases cytogénétiques de l'introgression chez le blé. *Ann Amélior. Plantes*, **11**, 301-311.

GALET P., 1956. *Cépages et Vignobles de France T. I Les vignes américaines.* P. Dehan, Montpellier.

GALZY R., 1961. Confirmation de la nature virale du court-noué de la vigne par des essais de thermothérapie sur des cultures *in vitro*. *C. R. Acad. Sci.*, **253**, 706-708.

GIFFORD E. M., HEWITT W. B., 1961. The use of heat therapy and *in vitro* shoot tip culture to eliminate fanleaf virus from the grapevine. *Amer. J. Enol. Vitic.*, **12**, 129-130.

HEWITT W. B., 1952. Some response of grapevines to sodium arsenite spray applied for black measles control. *Phytopathology*, **42**, 158-161.

HEWITT W. B., RASKI D. J., GOHEEN A. C., 1958. Nematode vector of soil borne fanleaf virus of grapevines. *Phytopathology.*, **48**, 586-595.

LEVADOUX L., BOUBALS D., RIVES M., 1961. Le genre *Vitis* et ses espèces *Ann. Amélior. Plantes*. **12**, 19-44.

LOOMIS H. N., 1950. Use of Champanel and Dog Ridge grapes in breeding. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **56**, 140-144.

LYKIARDOPOULO T. L., 1950. Sur le court-noué. *Progr. Agric. Vitic.*, **63**, 12-13.

MAILLET P., 1952. Sur la possibilité de transmission de virus par le Phylloxéra de la vigne. *C. R. Acad. Sci.*, **235**, 907-908.

MAZADE M., 1894. Étude sur les *Rupestris*. *Rev. Vitic.*, **1**, 204-207, 238-242, 257-260.

MILLARDET A., 1885. *Histoire des principales variétés et espèces de vignes d'origine américaine qui résistent au phylloxéra.* 240 pp. Masson, Paris.

MUNSON T. V., 1894. Les vignes américaines en Amérique. *Rev. Vitic.*, **1**, 81-84.

NYSTERAKIS F., 1947. Court-noué et *Phylloxera vitifoliae* Fitch. *Rev. Vitic.*, **93**, 9-12.

PINE T. S., 1958. Etiology of the dead arm disease of Grapevines *Phytopathology*, **48**, 192-196.

RAVAZ L., 1902. *Porte-greffes et producteurs directs*, 373 pp., Coulet, Montpellier.

SCHNEIDERS E., 1934. Die Reisigkrankheit der Rebe (Rebenmüdigkeit). *Inaug. Diss, Bonn.*

SHEPARD P. H., 1946. Concord, Moore, and Campbell grown on vigorous rootstocks in Missouri. *Missouri St. Fruit Exp. Sta. Bull.* n° 32.

STEBBINS G. L., 1950. *Variation and evolution in plants.* Columbia Univ. Press N. Y.

VIALA P., 1889. *Une mission viticole en Amérique.* 387 pp. Coulet, Montpellier.

VUITTENEZ A., 1956. Variation des symptômes de la dégénérescence infectieuse de la vigne. Interprétation d'expérience de transmission de la maladie par greffage. *C. R. Acad. Sci.*, **243**, 515-517.

VUITTENEZ A., 1957. Lutte prétentive contre le court-noué de la vigne par la désinfection chimique du sol avant plantation. *C. R. Acad Agric.*, **43**, 185-196.

VUITTENEZ A., 1958. Acquisitions récentes dans le domaine des viroses de la vigne. *Vignes et Vins*, **73**, 11-17

VUITTENEZ A., 1960. Mise en évidence chez les vignes atteintes de dégénérescence infectieuse d'un virus transmissible mécaniquement aux Chénopodes. *C. R. Acad. Sci.*, **251**, 783-785.

Ann. Amélior. Plantes, 1963, **13** (1), 83-87.

NOTE TECHNIQUE

DÉGÂTS DE FROID SUR UNE COLLECTION D'ORGES AU COURS DE L'HIVER 1961-1962

A. BERBIGIER
Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches agronomiques du Massif-Central, Clermont-Ferrand (Puy de Dôme)

Des dégâts de froid importants ont été enregistrés sur Orges, à Clermont-Ferrand, au cours de l'hiver 1961-1962. Ces dégâts ont été provoqués par un abaissement brusque des températures au cours de la deuxième quinzaine de décembre. On trouvera, ci-dessous, des indications sur les températures enregistrées ainsi que sur la durée du froid.

	Décembre											
	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Températures moyennes sous abri	12,0	13,9	16,3	8,3	8,3	1,0	1,8	0,0	— 6,2	— 8,0	— 7,5	— 5,5

	Températures minima		Nombre d'heures au-dessous de — 10°
	sous abri	sur sol nu	
Décembre 18	— 12,4	— 12,8	4
Décembre 19	— 13,4	— 14,8	7
Décembre 20	— 13,4	— 14,8	11
Décembre 21	— 11,9	— 12,3	2

La lecture du tableau des températures moyennes permet de distinguer trois périodes :

— Jusqu'au 14 décembre : période de temps doux permettant une certaine croissance de la céréale.

— Du 15 au 17 décembre : les températures se sont abaissées ; il se produit un arrêt de la croissance qui peut être accompagné d'un très léger endurcissement.

— Du 18 au 21 décembre, prend place le coup de froid.

Au moment du froid, les variétés de notre collection d'Orges étaient au stade trois feuilles (deux premières feuilles entièrement développées, troisième feuille à demi développée) ; le semis avait été effectué le 28 octobre.

Nous donnons ci-dessous la récapitulation des notations effectuées sur soixante-huit variétés de cette collection, choisies parmi les plus connues ou les plus caractéristiques au point de vue de leur comportement vis-à-vis du froid.

Les dégâts foliaires ont été notés après dégel, les 26 décembre et 3 janvier. Les notes figurant dans la colonne « dégâts foliaires » sont les moyennes des notes données au cours de ces deux passages.

Les pourcentages de survivants ont été notés dès que la reprise a pu être appréciée, le 23 janvier. Ils ont été notés une deuxième fois le 14 mars, à la sortie de l'hiver, alors que la reprise était définitive.

Les différences entre les deux notations s'expliquent par les alternatives de gel et de dégel enregistrées en janvier et février et qui ont activé la disparition des plantes mal établies ou trop touchées par la vague de froid de décembre.

Notation des dégâts de froid sur soixante-huit variétés de la collection d'Orges d'hiver de Clermont

(Les variétés ont été classées en fonction de leur pourcentage de survivants à la notation du 14 mars)

Variétés	Dégâts foliaires (1)	Pourcentage de survivants le 23/1/1962	Pourcentage de survivants le 14/3/1962
C I 7407/3	0	98	94
Meimi CI 5136	0	94	92
Dichtoo	0	95	89
Dnjepropetrovsk (Y 85) (2)	1,25	97	89
Platen 672	1,75	91	89
Halle 105-38	1	94	87
Krasnodar 1693 (Y 91)	0,50	96	87
Platen 382	1,25	92	87
Missouri B 400	2	86	85
Platen 49	0,50	91	84
Platen 383	1,50	93	84
0,25 Bonte	2	89	84
Missouri B 575	2	86	84
Vima lignée 4-3	1	93	83
Missouri B 475	2	83	83
Platen 2349-41	2	86	82

(1) Échelle de notation des dégâts foliaires :
0 = pas de dégât ;
1 = feuille la plus jeune (3e) seule détruite ;
5 = feuillage entièrement détruit.

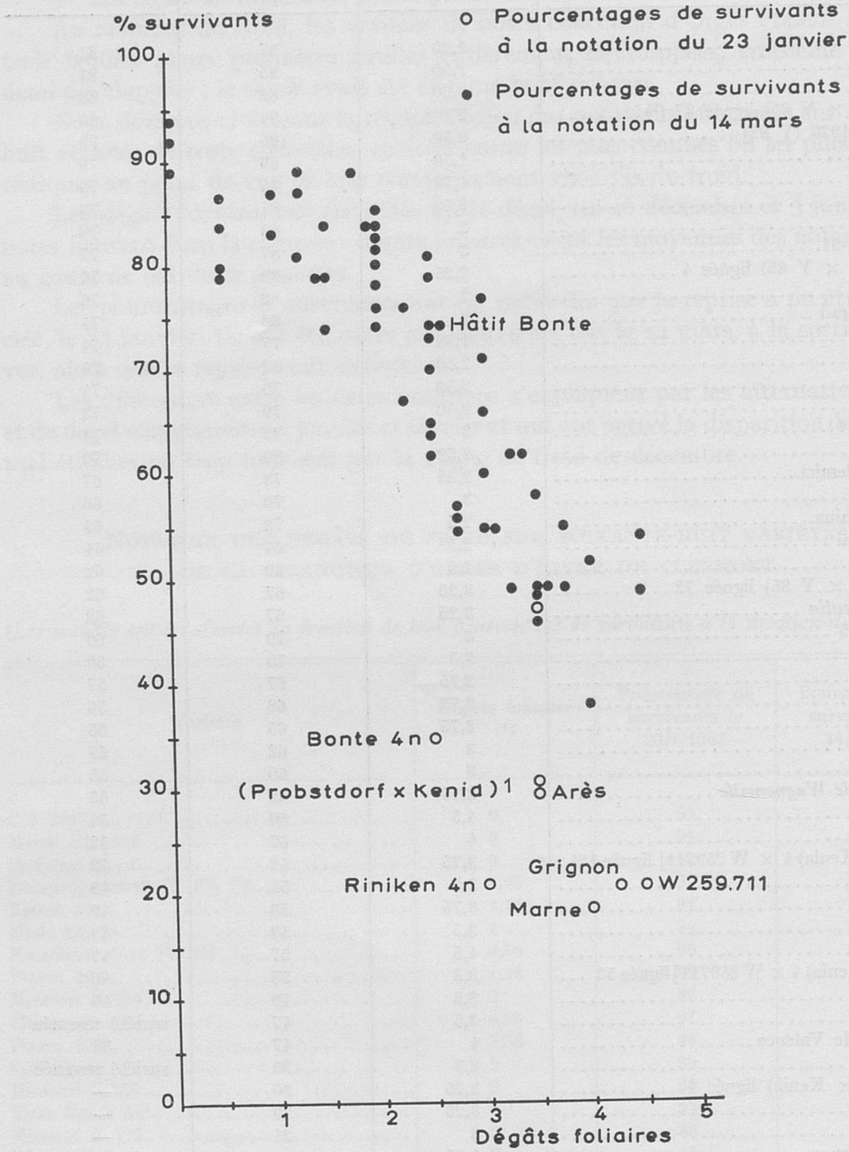
(2) Y = Orges ukrainiennes reçues de Yougoslavie.

Variétés	Dégâts foliaires (1)	Pourcentage de survivants le 23/1/1962	Pourcentage de survivants le 14/3/1962
Krim-mesni (Y 95)	1,25	97	81
Bochenski	2,50	85	81
Kenate	0,50	88	80
(W 259711 × Y 85) lignée 37 (2)	2	91	80
Krasnodar 1920 (Y 92)	0,50	95	79
Frimas	1,50	86	79
Cenad 395	1,50	84	79
Damseaux	2,50	84	79
Atlas	2	83	78
Platen 6523-51	3	87	77
(W 259.711 × Y 85) lignée 4	2,25	89	76
Melior	2	82	76
Chissinan Arad	2	80	74
Kenbar	1,50	77	74
Bordia	2,50	82	74
Hâtif Bonte	2,50	76	74
Hudson	2,50	79	73
Ackermann 1	3	73	71
Trias	2,50	80	70
Ferma Academici	2,25	73	67
Hokudo	3	70	66
Strengs Domina	2,5	72	65
Bihor Central	2,5	64	64
Ardennes	2,5	69	62
(W 259.711 × Y 85) lignée 72	3,25	67	62
Hâtif du Moulin	3,25	67	62
Ackermann 5	3	70	60
Manon	3,5	70	58
Jumbo	2,75	67	57
Samanta 26	2,75	68	56
Vinesco	2,75	65	55
Ager	3	62	55
Kearney	3	60	55
Hexagonale de Wagnonville	3,75	62	55
Wong	4,5	60	54
Nymphe	4	67	52
[(Bordia × Kenia) 4 × W 259711] lignée 124	3,25	62	49
Probstdorf	3,5	54	49
Fransar	3,75	53	49
Alterna	3,5	59	49
France-Dea	4,5	57	49
[(Bordia × Kenia) 4 × W 259711] lignée 53	3,5	55	46
Rogers	3,5	49	49
W 820/989	3,5	47	variété resemée
Escourgeon de Valence	4	47	38
Bonte 4 *n*	2,5	35	variété resemée
(Probstdorf × Kenia) lignée 1	3,25	30	—
Arès	3,25	29	—
Riniken 4 *n*	3	21	—
Hâtif de Grignon	4,25	21	—
W 259711	4,5	21	—
Escourgeon de la Marne	4	19	—

(1) Échelle de notation des dégâts foliaires :
0 = pas de dégât ;
1 = feuille la plus jeune (3e) seule détruite
5 = feuillage entièrement détruit.

(2) W = Orges de Weihenstephan.

OBSERVATIONS



Graphique des pourcentages de survivants en fonction des dégâts foliaires

On constate, au vu du graphique, qu'il existe une corrélation entre les dégâts foliaires et la faculté de reprise.

Cependant, une estimation chiffrée de cette corrélation serait assez illusoire ; en effet, les notes de dégâts foliaires résultent d'une appréciation visuelle et sont moins précises que les pourcentages de reprise qui résultent de comptages.

Quelques variétés de notre collection ont eu un comportement assez aberrant par rapport à l'ensemble des autres variétés ; elles ont montré un pourcentage de reprise moins élevé que ne le laissaient prévoir les dégâts foliaires. Il s'agit de variétés tétraploïdes (*Bonte* 4 n, *Riniken* 4 n), de variétés issues de croisements hiver × printemps (*Arès*, (*Probstdorf* × *Kenia*) 1) et, à un moindre degré, de certaines variétés très alternatives (*Hâtif de Grignon, Escourgeon de la Marne, W 259711*). Notons au passage que la comparaison de *Bonte* 4 n et de son homologue diploïde *Hâtif Bonte* indique, au moins dans ce cas particulier, que la tétraploïdie entraîne un désavantage sur le plan de la résistance au froid.

Parmi les types très résistants au froid, figurent certaines Orges allemandes, hollandaises et russes, d'introduction déjà ancienne dans notre collection ; on trouvera ci-dessous les noms des principales d'entre elles :

— Orges nord-européennes : *Vima 4-3, Halle 105-38, Orges Platen.*

— Orges russes : *Dnjepropetrovsk, Krasnodar 1693.*

Des introductions nord-américaines figurent aussi parmi ces types très résistants ; citons *Dichtoo, CI 7407/3, Meimi CI 5136* (cette dernière d'origine coréenne) ; la résistance au froid de ces variétés nord-américaines, introduites dans notre collection en 1961, avait déjà été mise en évidence par le Dr DANTUMA, de la Fondation pour l'Amélioration des Plantes, à Wageningen. Enfin, il est intéressant d'examiner le comportement des variétés constituant l'échelle « froid » utilisée pour l'inscription au Catalogue.

On trouvera ci-dessous la cotation « Catalogue » de ces variétés et leurs notes relatives en 1961-1962, calculées en fonction des pourcentages de survivants.

	Notes « Catalogue »	% de survivants (23/1/1962)	Notes en fonction des % de survivants
Hâtif de Grignon	1	21	2
Probstdorf	5	54	5
Bordia	7	82	7,5
Vima 4-3	9	93	8,5

Sauf peut-être pour *Grignon*, qui est un peu mieux noté cette année, la correspondance entre les deux notations est satisfaisante.

Cependant, il faut indiquer que les froids, en France, dans les zones de culture de l'Orge d'hiver, sont surtout sélectifs au-dessous du niveau *Probstdorf*.

Des froids en moyenne plus importants auraient pour effet de comprimer la partie de l'échelle située au-dessous de l'échelon *Probstdorf* et d'étirer la partie située au-dessus.

Reçu pour publication en novembre 1962.

Ann. Amélior. Plantes, 1962, **13** (1), 89-93.

INFORMATIONS

CATALOGUE DES VARIÉTÉS DE LIN

F. PLONKA

Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, Versailles (Seine-et-Oise)

I. — La liste provisoire

Selon le décret du 22 janvier 1960, l'inscription d'une variété au Catalogue des Espèces et Variétés de Plantes cultivées en France est valable pendant 10 ans. Cette inscription peut être renouvelée par périodes successives de 5 ans. Les variétés figurant au Catalogue antérieurement à la date du 22 janvier 1960 sont provisoirement inscrites sur une rubrique spéciale, ainsi que Fibra, étudiée selon les anciennes modalités ; en effet, le nouveau règlement précisant les conditions d'inscription des variétés de lins textiles et oléagineux ne fut homologué que le 11 juillet 1962.

Cette rubrique comprend :

1°) *Lins textiles*

Variétés	Année d'inscription	Obtenteur
1. Concurrent	1949	Coopérative de Leeuwarden, Pays-Bas
2. Hollandia	1949	Mr. Hylkema, Pays-Bas
3. Percello	1949	Mr. Hylkema, Pays-Bas
4. Wiera	1951	P. Z. V. B., Pays-Bas
5. Fievel	1952	Wiersum, Pays-Bas
6. Ile-de-France	1954	I. N. R. A. (Versailles), France
7. Saphir	1954	Ets Tourneur, Coulommiers, France
8. Arc-en-ciel	1955	Station de Gembloux, Belgique
9. Diana	1955	Société Luidenburg, Pays-Bas
10. Noblesse	1955	Société Frisonne d'agriculture, Pays-Bas
11. Madonna	1956	Mr. Hylkema, Pays-Bas
12. Solido	1956	Z. P. C., Pays-Bas
13. Emeraude	1960	Coopérative de Semences du Plessis-Belleville, France
14. Jade	1960	Coopérative de Semences du Plessis-Belleville, France
15. Fibra	1961	Mr. Hylkema, Pays-Bas

Ne sont cultivées que les variétés Wiera, Emeraude, Jade et Fibra.

2°) *Lins oléagineux*

Variétés	Année d'inscription	Obtenteur
PASTEL	1954	Ets TOURNEUR, Coulommiers, France
PERVENCHE	1954	I. N. R. A. (Versailles), France
MAROC.....................	1954	Population cultivée au Maroc
VALUTA	1954	Institut de Svalöf, Suède
GENTIANE	1959	Union des Coopératives de Semences, Versailles France
LILA.......................	1959	Ets TOURNEUR, Coulommiers, France
CROCUS....................	1960	Ets TOURNEUR, Coulommiers, France

PASTEL et VALUTA ne sont plus cultivées en France.

II. — LES NOUVEAUX RÈGLEMENTS TECHNIQUES

Pour être inscrite au catalogue officiel, une variété de lin doit être une nouveauté fixée possédant de bonnes aptitudes culturales et technologiques.

1°) *L'étude de la fixité et de la nouveauté* se fait sur les descendances de cent plantes envoyées. par l'obtenteur. Le matériel fourni est examiné pour les caractères des capsules et des graines L'homogénéité de la descendance est contrôlée à l'aide des différents caractères de la fleur (couleur, moucheture des sépales, disposition des organes floraux, etc.), de la précocité, de la taille, du port, etc. Cet examen est poursuivi sur quelques lignées de deuxième génération.

La nouvelle obtention doit pouvoir être distinguée des variétés déjà inscrites.

2°) *Les épreuves d'aptitude culturale et technologique* se réalisent grâce à un réseau comportant un minimum de quatre essais, poursuivis pendant deux ans dans les principales régions de culture. Dans le cas des types textiles, on apprécie essentiellement les rendements en lin teillé (fibre longue), en filasse (fibre totale) et en graines, la résistance à la verse, aux maladies et la richesse en fibre des tiges ; pour les lins oléagineux on mesure les capacités de rendement en graines et en huile et l'on tient compte de la résistance aux maladies.

Ne sont proposées à l'inscription que les nouveautés supérieures aux témoins de référence utilisés. Une troisième année d'expérimentation peut être envisagée, lorsque les résultats antérieurs ne permettent pas de conclure nettement quant à l'intérêt d'une nouveauté.

Ann. Amélior. Plantes, 1963, **13** (1), 91-93.

CHRONIQUE DES LIVRES

HODGSON. R. E., edit. — GERM PLASM RESOURCES. A symposium. (Ressources de patrimoine héréditaire). — Washington, Amer. Assoc. for the Advancement of Science, 1961, 381 p.

Cet ouvrage rassemble une série de conférences organisées en 1959 par la section « Agriculture » de l'Association américaine pour l'Avancement des Sciences. On y traite de sujets apparemment assez divers, depuis l'origine des plantes cultivées jusqu'aux recherches concernant la conservation des cellules sexuelles des animaux, mais tous ces sujets sont bien centrés sur la connaissance, l'utilisation et la conservation du patrimoine héréditaire le plus large possible.

Il y a là tous les éléments de la récente prise de conscience, par les chercheurs américains, de l'intérêt et des potentialités de nombreuses espèces végétales et races animales plus ou moins évoluées. En sélection végétale, les méthodes actuelles permettent de faire passer tel ou tel gène intéressant à une variété déjà améliorée pour le reste. En zootechnie, on utilise de plus en plus des hybrides entre races hautement productives et spécialisées et races rustiques adaptées à des conditions particulières.

Il est donc très important de faire l'inventaire de tous ces patrimoines, même ceux qui paraissent peu utilisables dans l'immédiat, d'en étudier la valeur génétique et d'en assurer la conservation. C'est une tâche d'intérêt mondial.

Les 25 conférences présentées sont groupées en 5 parties :

1) Origine du patrimoine héréditaire (plantes utiles, animaux domestiques, ressources non utilisées) ;

2) Nécessité et utilisation de nouvelles souches (cultures horticoles, grandes cultures, petits et gros animaux domestiques) ;

3) Programmes poursuivis en amélioration des plantes et en élevage (plantes fourragères, sélection animale, utilisation de la vigueur hybride) ;

4) Nouvelles recherches (animaux de laboratoire, immunologie, emploi des radiations en amélioration des plantes, nouvelles production, insectes utiles) ;

5) Maintien et conservation des sources de sélection (semences, organes végétatifs, « germ plasm » animal), discussion sur la conservation des stocks de sélection.

X. L.

MOSSÉ. B. — GRAFT-INCOMPATIBILITY IN FRUIT TREES. (L'incompatibilité de greffage chez les arbres fruitiers). Techn. Comm. East Malling, nº 28, 1962, 36 p.

L'auteur qui a travaillé elle-même dans ce domaine si important pour la pratique horticole et l'approfondissement des connaissances physiologiques et génétiques publie une opportune et fort intéressante mise au point des recherches récentes.

Parmi tout un ensemble de symptômes révélateurs des imcompatibilités de greffage, le plus généralement valable semble bien être la rupture du cambium et de la continuité vasculaire au niveau de la soudure, observée chez de nombreuses espèces telles que Pommier, Poirier, Abricotier, certains agrumes, arbres forestiers et ornementaux. Cet aspect ne se retrouve cependant pas dans les cas d'infections virales comme le « décline » de quelques variétés de pommes sur le porte-greffe 227. De plus, il existe des incompatibilités visibles seulement et brusquement après plusieurs années d'apparente compatibilité ; on en rencontre des exemples dans les poiriers greffés sur cognassiers,

les agrumes ainsi que les combinaisons interspécifiques de noyers dont les arbres périclitent à partir de leur fructification.

Il était bien indiqué de citer les deux classements suivants qui soulignent la diversité des principaux types d'incompatibilité.

1) Celui de SCARAMUZZI (1955, 1959) :

— incompatibilité supprimée par un intermédiaire ;

— incompatibilité non supprimée par un intermédiaire ;

— incompatibilité entre deux composants normalement compatibles, provoquée par le greffage en tête avec une autre variété.

2) Celui d'HERRERO (1956) :

— combinaisons dont l'œil ne se développe pas ;

— combinaisons dont l'incompatibilité est liée à l'infection par un virus ;

— combinaisons comportant une zone d'union mécaniquement faible, avec rupture habituelle et obstruction mécanique au niveau de la soudure ;

— combinaisons défectueuses associées à une distribution anormale de l'amidon.

Un tableau schématique présente quelque exemples typiques cités par divers auteurs et groupés ici en deux catégories suivant que l'incompatibilité persiste ou se trouve supprimée après insertion d'un intermédiaire, ceci notamment pour les espèces suivantes : Pommier, Poirier, Pêcher, Vigne, Cerisier, Prunier, agrumes.

A l'incompatibilité transmise par un intermédiaire sont associés : la disparition presque totale de l'amidon au-dessus de la soudure, la dégénérescence du phloème, la continuité vasculaire de l'union, des symptômes précoces de croissance anormale et les comportements différents des greffes réciproques.

L'incompatibilité supprimée par un intermédiaire, c'est-à-dire locale, comporte des réactions de contact : nécrose des initiales de cambium et discontinuité vasculaire en découlant. Le développement des symptômes externes est lent. L'inanition des racines a lieu progressivement. Les combinaisons réciproques produisent les mêmes effets. Ces deux grandes catégories d'incompatibilités de greffage concernent, l'une et l'autre, des espèces très diverses.

Dans une seconde partie, illustrée de belles photos, l'auteur résume les principales études anatomiques faites sur les arbres fruitiers présentant des incompatibilités de greffage. Elle cite les caractéristiques d'une soudure normale et les premiers aspects de l'incompatibilité. Généralement, il est admis qu'en ce cas les anomalies de structure ne se produisent qu'après union des tissus, mais il n'y a pas de recherches précises indiquant où s'arrête le développement.

HERRERO (1951) a recherché les causes de la discontinuité vasculaire chez des variétés de prunes et de poires. Il n'a pas trouvé de rapport entre, d'une part, les différences de dimensions et les proportions des éléments composant la structure du scion et celle du porte-greffe et, d'autre part, l'incompatibilité. Sur poiriers, il a observé la brusque formation d'une couche de cellules nécrotiques dans l'écorce et, sur pruniers, une rupture lente ainsi que la diminution de l'activité cambiale dans la zone d'union. MOSSÉ et SCRARAMUZZI ont conclu, en 1956, que dans le greffage de poiriers sur cognassiers la nécrose a lieu lentement dans le phloème puis s'étend au cambium où se produit la rupture ; les auteurs ainsi que HERRERO pensent qu'elle est due à des transformations saisonnières du métabolisme.

Parmi les principales méthodes d'estimation de la compatibilité sur jeunes arbres échantillonnés dans un lot représentant chacun la même combinaison, la plus satisfaisante est basée sur l'examen miscroscopique et macroscopique de la structure au niveau de la soudure (GARNER, 1948, LAPINS, 1959). La discontinuité vasculaire des combinaisons incompatibles ne se produit qu'après un temps variable suivant les espèces et les variétés envisagées. GARNER et MOSSÉ signalent comme symptôme précoce l'effondrement des tubes criblés près du cambium de la soudure, pour les poiriers sur cognassiers. MOSSÉ l'a observé dans les racines du porte-greffe.

L'explication du mécanisme déterminant les anomalies d'incompatibilités transmises sont encore à rechercher bien que de récents travaux (STIGTER, 1961, etc.) suggèrent des causes biochi-

miques à rapprocher de celles dues aux infections par les virus, liées selon BAWDEN (1950) à l'accroissement de l'activité respiratoire radiculaire. A partir de certaines études, par exemple celles de JIMÉNEZ (1957) sur les effets des inflorescences mâles chez *Carica goudotiana* sur *C. cauliflora,* des hypothèses sont émises sur le rôle de substances passant à travers la greffe, qui seraient toxiques à une concentration déterminée, pour certaines variétés.

Dans le cas des incompatibilités de contact, les travaux d'HERRERO, sur pruniers et poiriers semblent prouver que l'initiation de l'activité cambiale est dirigée par la variété portant les feuilles. Plusieurs chercheurs dont GUR (1957) attribuent les anomalies de structure à l'accumulation de certaines substances phénoliques. Un extrait de cal correspondant à un greffage compatible de poirier sur cognassier a déclanché *in vitro* la lignification de tissus provenant d'une soudure anormale de *William's* (BUCHLOW, 1958). Il a mis en évidence dans des combinaisons incompatibles des réactions chimiques inbitant les polymérisations de la lignification. La fréquence des incompatibilités observées entre poiriers et cognassiers, la rareté de celles mentionnées chez les pommiers qui, eux, ne contiennent plus certains glucosides, semblent permettre de conclure que si les principales causes de la discontinuité vasculaire sont les mêmes dans l'ensemble des espèces où elle apparaît, les effets secondaires sont probablement déterminés par la composition biochimique des espèces particulières.

Un aspect troublant des incompatibilités de greffage reste la variabilité de certaines combinaisons répétées cependant sur du matériel clonal avec les yeux d'une même pousse (GARNER). L'auteur termine son intéressante publication en faisant entrevoir l'importance des recherches qui restent à faire sur les causes des variations individuelles. Une appréciable bibliographie fait suite à cette intéressante brochure.

B. S.

Le Directeur-Gérant : M. L. Cagnac

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 14-5-1963.

Dépôt légal : 2e trimestre 1963. N° d'impression : 611.

ANNALES
DE
L'AMÉLIORATION
DES
PLANTES

vol. 13 - 1963 - n° 2

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique.

Ann. Amélior. Plantes, 1963, **13** (2), 97-117.

LA COLORATION DES TÉGUMENTS DU GRAIN CHEZ LA FÉVEROLE (*VICIA FABA* L.). ÉTUDE DE L'HÉRÉDITÉ DES DIFFÉRENTES COLORATIONS

J. PICARD

avec la collaboration technique de R. PELLETIER

Station d'Amélioration des Plantes,

Centre de Recherches agronomiques du Centre-Est, Dijon (Côte-d'Or)

SOMMAIRE

L'étude de l'hérédité de la coloration des téguments du grain de *Vicia faba* a comporté l'examen :

— du comportement des caractères : violet, rouge, vert, marbré, brun et noir ;
— des relations entre ces différentes colorations ;
— de l'interaction entre ces caractères et l'absence de pigment sur les fleurs.

Des cas de non-apparition de certains caractères sont signalés dans deux types de croisement et des conclusions formulées quant à la localisation et au mode d'action de certains gènes.

I. — CARACTÈRES ÉTUDIÉS. DONNÉES BIBLIOGRAPHIQUES

La coloration des téguments des grains de féveroles a fait l'objet d'un certain nombre de publications qui ont porté sur les colorations violette, verte, marbrée et noire.

KAZNOWSKI (1923) a réalisé deux types de croisements : normal × violet et normal × vert. Des chiffres cités on peut déduire que les caractères «violet» et «vert» se comportent comme dominants monofactoriels par rapport à normal.

HEUSER (1931) cite quelques chiffres de disjonctions observées dans des croise-

ments normal × violet, d'où il est permis de conclure que « violet » est dominant et monofactoriel.

Sirks (1931) dans une étude plus importante a abordé entre autres choses, l'étude de l'hérédité de la coloration des téguments : violet (« purpur ») vert, marbré et noir.

Violet et vert seraient récessifs, marbré et noir dominants par rapport à la coloration normale, ces quatre caractères étant monofactoriels.

Hua (1944) indique que vert est récessif par rapport à normal.

A. G. Erith (1930) a réalisé une étude plus approfondie de la répartition et de la nature des pigments. Des disjonctions observées, il ressort que violet et brun sont dominants par rapport à normal tandis que vert est récessif. Elle indique en outre que le pigment violet, de nature anthocyanique, est localisé dans la moitié supérieure des cavités cellulaires de la couche palissadique, le pigment brun, à réaction de tanin, est déposé dans la cuticule, dans les parois intérieures et extérieures de la couche palissadique, tandis que la coloration verte est due à la présence de chloroplastes dans les cellules palissadiques et les cellules du parenchyme qui se trouvent en dessous des cellules en verre de montre. Le pigment violet ne se développe qu'à la fin de la maturité ; il est soluble dans l'eau tandis que le pigment brun ne l'est pas.

Dans le travail qui fait l'objet de ce rapport, nous nous sommes attachés à étudier le comportement héréditaire des caractères de pigmentation suivants : violet, rouge, vert, marbré, brun et noir, dans leurs manifestations propres. Nous avons également abordé l'étude des relations existant entre ces types de pigmentation et un caractère affectant la coloration de différents organes de la plante : fleurs (absence de taches noires sur les ailes et de pigmentation des nervures) et nectaires des stipules (absence de pigmentation).

L'étude des relations entre caractères des graines est facilitée par le fait que les différentes colorations n'apparaissent pas au même stade de développement de celles-ci. Il est donc possible, en répétant les observations à différents stades de maturité, de reconnaître si deux types de coloration se superposent ou non, quelle que soit leur nature.

Très tôt, il est possible de juger de la coloration du hile ; on peut donc séparer plantes à hile clair et plantes à hile noir, ce qui est impossible à maturité sur des graines très foncées. La coloration verte et la coloration rouge des téguments apparaissent ensuite, puis le violet et enfin le brun et le marbré qui ne sont nettement visibles qu'à l'approche de la maturité. La marbrure apparaît par ailleurs comme un caractère relativement labile se manifestant par des dessins variables, la pigmentation brune pouvant s'étendre à des secteurs de la graine ou même à des graines entières dans une gousse.

Certains croisements, surtout parmi ceux qui ont été faits en 1956 et 1957 avaient une plante hétérozygote comme parent dominant. Il en résulte que les disjonctions n'intéressent qu'une partie de la F_2. Cet état de fait et certaines autres causes dont il sera question ultérieurement, nous ont amené à diviser les descendances de certains croisements en différentes fractions compte tenu des caractères analysés (par exemple AA 1, 2, 3... 8.). On trouvera en annexe les génotypes des parents de chaque croisement ainsi que la nature des divisions réalisées dans ces descendances pour la présentation des résultats (AA 1, 2...).

II. — COLORATIONS PRISES ISOLÉMENT

Dans un grand nombre des croisements réalisés, deux caractères se trouvaient associés. C'est la raison pour laquelle les résultats qui figurent dans les tableaux 1 à 6 ont été présentés en 3 colonnes, par exemple : « violet », « normal », « non violet ». La classe « normal » est utilisée quand le croisement est un croisement simple.

1°) *Violet* (tabl. 1. — Ajustement à une disjonction 3-1).

TABLEAU 1

Croisements	Violet	Normal	Non violet	Total	Probabilités
AA — 1	184		150	334	P < 0,001
— 2	204		62	266	0,70 > P > 0,50
AB — 1	299		208	507	P < 0,001
AD — 1	45		30	75	0,01 > P > 0,001
AE — 1	11		7	18	0,20 > P > 0,10
AH — 1	445		294	739	P < 0,001
AJ — 1	117		77	194	P < 0,001
AQ	37	20		57	0,10 > P > 0,05
AR	105	35		140	P = 1
BA	73		41	114	0,01 > P > 0,001
BB — 1	25		20	45	0,01 > P > 0,001
BH — 1	114		36	150	0,70 > P > 0,50
BQ	100		34	134	0,90 > P > 0,80
CO	36		9	45	0,50 > P > 0,30
CS..........	82		20	102	0,30 > P > 0,20
CW	107		21	128	0,05 > P > 0,02

Quinze croisements ont été réalisés dans lesquels intervenait la coloration violette.

Les parents utilisés dans cette étude ont deux origines : ils sont issus de graines violettes tirées de populations d'Afrique du Nord dont la pigmentation est peu intense dans l'ensemble ou tirés d'une variété Polonaise ; dans ce dernier cas leur pigmentation est très intense.

Sur 16 disjonctions auxquelles donnent lieu ces 15 croisements, 7 sont en excellent accord avec l'hypothèse : violet monofactoriel dominant (AA. 2, AQ, AR, BH. 1, BQ, CO, CS). CW s'en écarte légèrement sans qu'on puisse trouver d'explication à cet écart. Les 8 autres sont en désaccord complet avec cette hypothèse. L'explication en est facile (tabl. 22 pour AA. 1, AB. 1, AO 1, AE. 1, AJ. 1, BA, BB. 1 et tabl. 24 pour AH) et nous pouvons considérer, à la différence de SIRKS, mais d'accord avec HEUSER et A.-G. ERITH que « violet » est monofactoriel dominant. La F_1 est d'ailleurs uniformément violette.

2°) *Rouge* (tabl. 2. — Ajustement à une disjonction 3-1).

TABLEAU 2

Croisements	Non rouge	Normal	Rouge	Total	Probabilités
T	157		34	191	0,05 > P > 0,02
V		84	34	118	0,50 > P > 0,30
AK — 1.....	589		144	733	P < 0,001
AN		64	25	89	0,70 > P > 0,50
AO — 1	148		44	192	0,70 > P > 0,50
BK — 1.....	170		64	234	0,50 > P > 0,30
CN	157		61	218	0,50 > P > 0,30
CS..........	78		24	102	0,80 > P > 0,70
CT	100		42	142	0,30 > P > 0,20
CU	131		48	179	0,95 > P > 0,90
CV	112		30	142	P # 0,30

Onze croisements donnent lieu à disjonction pour ce caractère. Les parents sont issus d'une seule origine : graines rouges présentes dans la variété *Columba*.

Deux disjonctions sont en désaccord avec l'hypothèse : rouge monofactoriel récessif (T et AK-1). L'explication en est simple (tabl. 23) et nous pouvons admettre que « rouge » est monofactoriel récessif. La F_1 est de couleur normale.

Ce type de pigmentation semble n'avoir jamais été signalé. Peut-être est-ce ce caractère et non le précédent que SIRKS appelle « purpur », bien que ceci semble très peu vraisemblable.

3°) *Vert* (tabl. 3. — Ajustement à une disjonction 3-1).

TABLEAU 3

Croisements	Non vert	Normal	Vert	Total	Probabilités
CN	168		50	218	0,50 > P > 0,30
CO	34		11	45	P # 0,90
CP..........	110		38	118	0,90 > P > 0,80
CQ	439		144	583	0,90 > P > 0,80
CR	235		72	307	0,70 > P > 0,50
DF	941		340	1281	0,30 > P > 0,20

Six croisements mettent en jeu un parent à grain vert. Les parents ont une seule origine : une sélection des Établissements LEPEUPLE à Bersée (Nord). Les six disjonctions sont en accord avec l'hypothèse déjà vérifiée par SIRKS, HUA et ERITH : « vert » est monofactoriel récessif. La F_1 est de couleur normale.

4°) *Marbré* (tabl. 4. — Ajustement à une disjonction 3-1).

Le caractère marbré intervient dans onze croisements. Les parents ont été tirés de trois origines : population d'Afrique du Nord, féverole de Lorraine et échantillons reçus des Basses-Pyrénées.

TABLEAU 4

Croisements	Marbré	Normal	Non marbré	Total	Probabilités
AA — 3	227		69	296	P ≠ 0,50
AH — 1	487		252	739	P < 0,001
AK — 2	312		188	500	P < 0,001
AM	49	10		59	0,20 > P > 0,10
AO	279		89	368	0,80 > P > 0,70
BH — 2	84		30	114	0,80 > P > 0,70
BK — 2	26		15	41	0,10 > P > 0,05
BL — 1	96	29		123	0,80 > P > 0,70
BM	20	8		28	0,70 > P > 0,50
CQ	441		142	583	0,80 > P > 0,70
CU — 1	127		22	149	0,01 > P > 0,001

Trois disjonctions sont en désaccord avec l'hypothèse « marbré » monofactoriel dominant (AH, AK. 2, CU. 1). L'explication est aisée pour les deux premières (tabl. 24). Quant à la troisième, il s'agit sans doute d'un cas fortuit qui ne permet pas de mettre en doute une hypothèse déjà vérifiée par SIRKS. La F_1 est marbrée.

5°) *Brun* (tabl. 5. — Ajustement à une disjonction 3-1).

TABLEAU 5

Croisements	Brun	Normal	Non brun	Total	Probabilités
CP	110		38	148	0,90 > P > 0,80
CT	116		26	142	0,10 > P > 0,05
CW	99		29	128	0,70 > P > 0,50
DG	168		58	226	P ≠ 0,80

Quatre croisements font intervenir la coloration brune. Les parents ont une origine commune : une population de féveroles d'Afrique du Nord. Les trois disjonctions auxquelles ils donnent naissance s'accordent avec l'hypothèse : « brun » dominant monofactoriel qui était déjà celle de A. G. ERITH. La F_1 est brune.

6°) *Noir* (tabl. 6. — Ajustement à une disjonction 3-1).

TABLEAU 6

Croisements	Noir	Normal	Non noir	Total	Probabilités
BP	256		60	316	0,02 > P > 0,01
BN	168		51	219	0,70 > P > 0,50
BQ	101		33	134	P ≠ 0,90
CR	223		84	307	0,50 > P > 0,30
CV	108		34	142	0,80 > P > 0,70

Cinq croisements font intervenir la coloration noire, caractère qui tire son origine d'une population de féverole de Vendée. Quatre disjonctions sont en accord avec l'hypothèse « noir » dominant monofactoriel déjà vérifiée par SIRKS tandis qu'il n'existe aucune explication à l'écart observé pour BP. La F_1 est noire.

III. — RELATION ENTRE LES DIFFÉRENTES COLORATIONS

L'étude de ces relations a été réalisée à travers les descendances des 15 catégories de croisements combinant 2 à 2 les 6 types de colorations.

1°) *Violet* × *rouge* (tabl. 7. — Ajustement à une disjonction 9-3-3-1).

TABLEAU 7

Croisement	Violet	Violet-Rouge	Normal	Rouge	Total	Probabilité
CS..........	60	22	18	2	102	P ≠ 0,30

L'écart que l'on observe dans le moment d'apparition des deux pigmentations, joint au fait que dans ce croisement la coloration violette était peu intense, permet de classer les plantes sans difficulté dans chacune des catégories.

Les résultats du croisement CS montrent que les deux pigmentations se transmettent de façon indépendante.

2°) *Violet* × *vert* (tabl. 8. — Ajustement à une disjonction 9-3-3-1).

TABLEAU 8

Croisement	Violet	Violet-Vert	Normal	Vert	Total	Probabilité
CO.........	28	8	6	3	45	0,70 > P > 0,50

Nous avons là aussi, indépendance entre les deux colorations.

3°) *Violet* × *marbré* (tabl. 9).

Trois croisements entrent dans cette série : AA, AH et BH mais pour des raisons diverses, une fraction seulement de chacun d'eux peut être utilisée.

Pour AA, il s'agit de celle qui est constituée de plantes à fleurs normales (voir tabl. 24, l'incidence de la coloration des fleurs) et comme la disjonction a été observée en 1958 alors que nous étions peu exercés, les catégories violet et violet marbré ont été confondues (ajustement à 12-3-1).

TABLEAU 9

Croisements	Violet-Marbré	Violet	Marbré	Normal	Total	Probabilités
AA — 8.....	241		67	15	323	0,50 > P > 0,30
AH — 2.....	364	81	123	22	590	P < 0,001
BH — 3.....	28	6	6	3	43	P ≠ 0,50

Pour AH, il s'agit de la fraction de plantes à fleurs normales et pour BH de la fraction en disjonction pour les deux caractères (parents hétérozygotes).

Dans le seul croisement où les résultats ne sont pas troublés par la présence d'un autre facteur, les deux caractères qui eux aussi peuvent s'extérioriser séparément, apparaissent comme génétiquement indépendants. Nous verrons ultérieurement que les deux autres résultats sont en accord avec cette hypothèse.

4⁰) *Violet* × *brun* (tabl. 10. — Ajustement à une disjonction 9-3-3-1).

TABLEAU 10

Croisement	Violet-Brun	Violet	Brun	Normal	Total	Probabilité
CW.........	82	25	17	4	128	0,20 > P > 0,10

5⁰) *Violet* × *noir* (tabl. 11. — Ajustement à une disjonction 9-3-3-1).

TABLEAU 11

Croisement	Violet-Noir	Violet	Noir	Normal	Total	Probabilité
BQ.........	74	26	27	7	134	P > 0,90

Pour ces deux croisements on note également l'indépendance génétique et indépendance d'extériorisation des colorations.

6⁰) *Rouge* × *vert* (tabl. 12. — Ajustement à une disjonction 9-3-3-1).

TABLEAU 12

Croisement	Normal	Rouge	Vert	Rouge-Vert	Total	Probabilité
CN.........	112	56	45	5	218	0,01 > P > 0,001

Du fait de l'apparition précoce de la couleur verte il est relativement facile de classer les plantes dans chacune des catégories. Le seul croisement qui appartienne à cette série nous montre que les deux colorations apparaissant sur les mêmes individus sont bien distinctes et que les deux caractères sont génétiquement liés (déficit des phénotypes recombinés). Le calcul nous donne une valeur du pourcentage de recombinaison $p = 0{,}295 \pm 0{,}114$.

7°) *Rouge* × *marbré* (tabl. 13. — Ajustement à une disjonction 9-3-3-1).

Les deux pigmentations rouge et marbré apparaissent assez tardivement. Le classement des individus en fonction de la coloration de leurs graines devient délicat quand la marbrure est particulièrement intense. La même remarque s'applique aux deux séries suivantes.

TABLEAU 13

Croisements	Marbré	Marbré-Rouge	Normal	Rouge	Total	Probabilités
AK — 5.....	128	20	24	22	194	P < 0,001
CU — 1.....	28	29	13	9	149	0,02 > P > 0,01
AO — 1.....	114	29	34	15	192	0,50 > P > 0,30

Trois croisements appartiennent à la série « rouge × marbré ». Deux d'entre eux s'écartent nettement d'une disjonction 9-3-3-1 tandis que les résultats du troisième s'accordent avec cette hypothèse. Il est difficile d'affirmer qu'il y a liaison génétique.

Pour le croisement CU, le déficit en phénotypes recombinés ne porte que sur la fraction à coloration normale, tandis que pour AK la présence d'un autre caractère peut avoir perturbé la disjonction elle-même ou la classification des phénotypes.

8°) *Rouge* × *brun* (tabl. 14. — Ajustement à une disjonction 9-3-3-1).

TABLEAU 14

Croisement	Brun	Brun-Rouge	Normal	Rouge	Total	Probabilité
CT	80	36	20	6	142	0,20 > P > 0,10

Un seul croisement a été effectué. Il permet de conclure à l'indépendance des deux colorations et à l'indépendance génétique des deux caractères.

9°) *Rouge* × *noir* (tabl. 15. — Ajustement à une disjonction 9-3-3-1).

TABLEAU 15

Croisements	Noir	Noir-Rouge	Normal	Rouge	Total	Probabilités
BP	188	68	52	8	316	P ≠ 0,02
CV	85	23	27	7	142	0,80 > P > 0,70

Deux croisements ont été réalisés. La descendance de l'un se disjoint selon les proportions 9-3-3-1. L'autre est en désaccord avec cette hypothèse. Le déficit des phénotypes rouges est difficilement explicable et l'effectif des recombinés ne permet pas de penser à une liaison génétique.

10°) *Vert* × *marbré* (tabl. 16. — Ajustement à une disjonction 9-3-3-1).

TABLEAU 16

Croisement	Marbré	Marbré-Vert	Normal	Vert	Total	Probabilité
CQ	342	99	97	45	583	0,20 > P > 0,10

Un seul croisement entre dans cette catégorie. L'analyse de sa descendance permet de conclure à l'indépendance génétique des deux caractères. Le classement des phénotypes n'offre pas de difficulté importante.

11°) *Vert* × *brun* (tabl. 17. — Ajustement à une disjonction 9-3-3-1).

TABLEAU 17

Croisement	Brun	Brun-Vert	Normal	Vert	Total	Probabilité
CP	84	26	26	12	148	P ≠ 0,80

La situation est identique à celle qui est exposée au paragraphe 10.

12°) *Vert* × *noir* (tabl. 18. — Ajustement à une disjonction 9-3-3-1).

TABLEAU 18

Croisement	Noir	Noir-Vert	Normal	Vert	Total	Probabilité
CR	181	42	54	30	307	P ≠ 0,001

Le seul croisement réalisé est en désaccord avec l'hypothèse testée. Seul un des phénotypes recombinés présente un effectif déficitaire et une liaison génétique entre les deux caractères apparaît comme peu vraisemblable.

13°) *Brun × noir.*

Un seul croisement a été effectué. Sur un effectif de 180 plantes il n'est apparu aucune plante de couleur normale. Un seul locus intervient donc dans ce croisement. Les différences observées entre les parents et dans la F_2 sont donc uniquement des différences d'intensité de coloration et non de nature des pigments.

Nous ne parlerons désormais que du caractère graines noires.

14°) *Marbré × noir* (tabl. 19 et 20. — Ajustement à une disjonction 3-1).

Le croisement CS (tabl. 19) a été réalisé avec un parent considéré comme brun, le croisement DB (tabl. 20) avec un parent considéré comme noir. La similitude de

TABLEAU 19

Croisement	Brun	Marbré	Normal	Total	Probabilité
CZ	96	23	0	119	0,20 > P > 0,10

TABLEAU 20

Croisement	Noir	Marbré	Normal	Total	Probabilité
DB	67	21	0	88	0,50 > P > 0,30

comportement vient confirmer la conclusion ci-dessus.

Tenant compte des résultats indiqués plus haut, il paraissait impossible de distinguer toutes les catégories attendues dans ce croisement : « noir » et « noir marbré » semblaient devoir être confondus et la disjonction théorique devenir 12-3-1.

En fait aucune plante portant des graines de couleur normale, n'est apparue et la disjonction obtenue : « couleur noir uniforme-marbré » est en accord avec la disjonction théorique 3-1 indiquant qu'un seul locus est en jeu. « Marbré » dominant par rapport à « normal » est récessif par rapport à « noir ».

Reprenant pour les caractères qui ont déjà été étudiés, les symboles utilisés nous proposerons ce qui suit :

Violet-normal	:	V-v
Rouge-normal	:	r-R
Vert-normal	:	y-Y
Noir-marbré-normal	:	Sc-M-sc

IV. — INTERACTION ENTRE COULEUR DES FLEURS ET COULEUR DES GRAINES

1°) *Le caractère « fleur blanche »*

Ce caractère a été décrit et étudié par Erith et par Sirks. Les plantes qui le portent ont des fleurs blanches, entièrement dépourvues de pigment, aussi bien sur les nervures que sur les ailes normalement ornées d'une tache noire. Les nectaires des stipules sont incolores.

Erith et Sirks considèrent que ce caractère est monofactoriel récessif (O-o). Nos résultats (tabl. 21) sont eux aussi en bon accord avec cette hypothèse. Seul un croisement sur 15 s'en écarte sans qu'il soit possible de connaître la cause de cet écart.

TABLEAU 21

Croisements	Normal	Fleur blanche	Total	Probabilités
T............	339	105	444	P ≠ 0,50
AA — 4........	427	137	564	P ≠ 0,70
AB — 2........	740	210	950	0,05 > P > 0,02
AC	685	215	900	0,50 > P > 0,30
AD — 2........	65	23	88	P ≠ 0,80
AE — 2........	39	10	49	0,50 > P > 0,30
AH — 1........	590	149	739	0,01 > P > 0,001
AJ — 2........	348	112	460	0,80 > P > 0,70
AK — 3........	801	249	1050	0,50 > P > 0,30
AL	69	19	88	0,70 > P > 0,50
BA	86	28	114	0,20 > P > 0,10
BB	69	19	88	0,50 > P > 0,70
BN	167	52	219	0,70 > P > 0,50
DF	967	314	1281	P ≠ 0,70
DG	157	69	226	0,10 > P > 0,05

En outre, chose extrêmement intéressante, les plantes à fleurs blanches ont une couleur de graine particulière qui varie du gris au noir.

Erith signale déjà dans un croisement entre plantes à fleurs blanches et plantes à fleurs normales, l'existence de plantes à graines grises (« smoky ») mais elle ne semble pas avoir fait la liaison entre la couleur des fleurs et celles des graines.

Sirks qui a étudié l'hérédité du caractère fleur blanche, en a constaté l'aspect pléiotrope. Il indique que les plantes à fleurs blanches n'ont jamais de graines violettes.

Heuser (1924) a décrit également des plantes à fleurs blanches produisant des graines noires. Nous verrons quel peut être le génotype de ces plantes.

Dans un travail récent, Rowlands explique ses résultats par l'existence de deux gènes de base pour la coloration. Les allèles récessifs de chacun des deux agissent

de façon indépendante et donnent un phénotype « fleur blanche, stipule à nectaire incolore ». Il décrit assez peu le phénotype correspondant à la coloration des téguments. L'un des parents serait sans doute normal (buff), l'autre serait marbré. Le premier des parents correspond au matériel utilisé par SIRKS.

Deux couples de gênes seraient donc nécessaires pour permettre l'expression normale des facteurs de coloration. Nous n'avons étudié que le premier d'entre eux.

2°) *L'interaction graine violette- fleur blanche*

Dans l'étude de la coloration violette (tabl. 7), 7 croisements avaient, nous l'avons vu, donné lieu à un désaccord avec notre hypothèse. On constate dans l'annexe 1 que tous sont des croisements où intervient le caractère fleur blanche et l'examen de la F_2 montre que toutes les plantes à fleurs blanches ont des graines grises.

La pigmentation violette n'apparaît pas chez les plantes à fleurs blanches et la disjonction 9-3-3-1 devient 9-3-4.

Les résultats consignés dans le tableau 22 sont en complet accord avec cette nouvelle hypothèse. Les deux couples V-v et O-o sont donc génétiquement indépendants.

TABLEAU 22

Croisements	Violet fleur normale	Normal fleur normale	Gris fleur blanche	Total	Probabilités
AA — 5......	56	26	21	103	0,20 > P > 0,10
AB — 1......	299	97	111	507	0,30 > P > 0,20
AD — 1......	45	8	22	75	P # 0,20
AE — 1......	11	5	2	18	
AJ — 1......	117	32	45	194	P # 0,50
BA	73	13	28	114	0,10 > P > 0,05
BB — 1......	25	7	13	45	P > 0,80

3°) *L'interaction graine rouge- fleur blanche*

Dans l'étude de la coloration rouge (tabl. 2), deux croisements étaient en désaccord avec l'hypothèse initiale. Le cas est identique en tous points au précédent. Les résultats du tableau 23 montrent que la coloration rouge n'apparaît pas chez les plantes O-o qui, toutes, ont des graines grises. Les deux couples de gênes R-r et O-o sont génétiquement indépendants.

TABLEAU 23

Croisements	Normal fleur normale	Rouge fleur normale	Gris fleur blanche	Total	Probabilité
T............	107	34	50	191	P > 0,90
AK — 4	262	95	119	476	0,80 > P > 0,70

4°) *L'interaction graine verte- fleur blanche*

Un seul croisement permet l'étude de cette interaction. À la différence des deux cas précédents, la coloration verte se développe normalement. Un examen précoce permet la classification des différents phénotypes.

Le tableau 24 indique l'indépendance génétique des deux caractères.

TABLEAU 24

Croisement	Normal fleur normale	Vert fleur normale	Gris fleur blanche	Gris-Vert fleur blanche	Total	Probabilité
DF	717	250	224	90	1281	0,50 > P > 0,30

5°) *L'interaction graine marbrée- fleur blanche*

Dans l'étude du caractère marbré (tabl. 14) nous avons signalé que le désaccord des résultats observés sur deux descendances avec notre hypothèse avait une explication. Il s'agit du produit de croisements dans lesquels l'un des parents avait des fleurs blanches. La F_2 comporte les quatre phénotypes indiqués au tableau 25. Les graines des plantes à fleurs blanches peuvent porter deux types de coloration des téguments : la grise et une noire qui laisse parfois apparaître quelques marbrures. Cette dernière catégorie représente la transformation du phénotype marbré en présence de oo.

TABLEAU 25

Croisements	Marbré, fleur normale	Normal, fleur normale	Noir, fleur blanche	Gris, fleur blanche	Total	Probabilités
AA — 7......	46	8	5	6	65	0,05 > P > 0,02
AH — 1.....	487	103	63	86	739	P < 0,001
AK — 2......	312	77	47	64	500	P < 0,001

La disjonction du tableau 25 devrait être du type 9-3-3-1. En fait les résultats sont en désaccord avec cette hypothèse. Ils confirment ceux de Sirks qui, sans en avoir calculé l'intensité, signale l'existence d'une liaison entre graine marbrée et fleur blanche.

Le calcul effectué pour AA, AH et AK donne les estimations suivantes du pourcentage de recombinaison, soit respectivement p = 0,255 0,271 et 0,289. Effectué pour l'ensemble il donne p = 0,277 ± 0,044.

6°) *L'interaction graine noire- fleur blanche*

Deux croisements ont donné des descendants chez lesquels se manifeste cette interaction (tabl. 26. — Ajustement à une disjonction 9-3-3-1). L'écart des valeurs observées et le déficit des phénotypes recombinés nous font rejeter l'hypothèse d'indépendance génétique pour admettre celle de l'existence d'une liaison.

Le calcul effectué pour BN et DG donne respectivement les valeurs de p = 0,263 et 0,355. Effectué pour l'ensemble il donne p = 0,251 ± 0,072.

Ces valeurs, voisines des précédentes, confirment, si cela était nécessaire, que le gène conditionnant le caractère graine noire se situe au même locus que le précédent.

TABLEAU 26

Croisements	Noir, fleur normale	Normal, fleur normale	Noir, fleur blanche	Gris, fleur blanche	Total	Probabilités
BN	106	17	18	19	160	$P < 0{,}001$
DG	137	20	31	38	226	$P < 0{,}001$

V. — NON-APPARITION DE CERTAINS CARACTÈRES

Dans son étude parue en 1931, Sirks signale l'élimination de certains génotypes dans des croisements entre le groupe *major* et *minor* de l'espèce *Vici faba*.

Au cours de nos croisements certains faits du même ordre sont apparus.

1°) *Non apparition du phénotype marbré*

Deux croisements ont été réalisés entre plantes de *Vicia faba major* (variété fève de Séville) ayant des téguments de couleur normale et plantes de *Vicia faba minor* dont les téguments étaient marbrés. Dans les deux cas le parent *minor* était hétérozygote pour le caractère marbré (F_1 comportant des plantes marbrées et des plantes normales), l'un des deux était en outre hétérozygote pour le caractère rouge (apparition du caractère en F_2).

La répartition des phénotypes F_1 aurait dû se réaliser dans les proportions 1. — 1. En fait cette répartition a été la suivante :

BK : minor ♀ × major ♂ : 3 marbré 4 normal $P \# 0{,}70$
BK' : major ♀ × minor ♂ : 7 marbré 10 normal $0{,}01 > P > 0{,}001$
BL : minor ♀ × major ♂ : 7 marbré 3 normal $P \# 0{,}20$

Le croisement BL' (*major* × *minor*) n'a pas été réalisé.

Les disjonctions F_2 confirment la non-apparition du phénotype marbré dans BK', croisement dans lequel la plante *major* était femelle (tabl. 27).

La présence du caractère graine rouge dans le croisement BK montre que le phénomène se limite au caractère marbré puisque la répartition des F_2 est la suivante :

BK : 3 en disjonction pour R-r 5 de phénotype R $P = 1$
BK' : 5 en disjonction pour R-r 5 de phénotype R $P = 1$

Sirks considère que le chromosome 1 n'existe lorsque les gènes que nous connaissons sont à l'état homozygote dominant que dans le « cytoplasme major ». Ces génotypes n'apparaîtraient pas dans le « cytoplasme minor ».

Sans qu'il soit possible d'expliquer le phénomène rencontré on peut dire qu'il présente quelque analogie mais aussi des différences nettes avec ce qui a été décrit par SIRKS.

Il y a élimination d'un phénotype dominant dans un croisement *major* × *minor* mais ici, le caractère marbré est apporté par le type *minor* et disparaît lorsque la plante *major* est femelle. Le phénomène ne touche pas l'ensemble des gènes portés par le chromosome entier puisqu'il y a disjonction normale pour R-r.

Il serait intéressant de connaître le comportement des gènes O-o et Y-y dans des croisements analogues.

2º) *Non-apparition de plantes à fleurs blanches*

Dans la descendance de l'autofécondation d'un hybride naturel sont apparues quelques plantes qui, d'après les hypothèses exposées plus haut, n'auraient pas dû exister. Elles possédaient à la fois des graines violettes et des fleurs blanches.

Utilisées dans deux croisements en 1956 elles ont donné naissance à des F_2 d'un type particulier. Ces F_2 se classent en deux catégories, l'une dans laquelle les

TABLEAU 27

Croisements	Fleur normale		Fleur blanche	Total	Disjonction	Probabilités
	Graine violette	Graine non violette	Graine noire ou grise			
	119	49	51	219	9 - 3 - 4	0,50 > P > 0,30
	159	47		206	3 - 1	0,50 > P > 0,30
	Graine marbrée	Graine normale	Graine noire ou grise			
AA	20	4	6	30	9 - 3 - 4	0,70 > P > 0,50
	140	35		175	3 - 1	0,50 > P > 0,30
		Graine normale	Graine grise			
		69	26	95	3 - 1	0,70 > P > 0,50
		186		186		
	Graine violette	Graine normale	Graine grise			
AJ	117	32	45	194	9 - 3 - 4	0,70 > P > 0,50
	176	58		234	3 - 1	P > 0,90
		199	67	266	3 - 1	P > 0,90
		385		385		

disjonctions sont normales en fonction des résultats acquis, l'autre dans laquelle n'apparaît aucune plante à fleur blanche. La répartition dans les deux catégories est la suivante : Croisement AA : 12-19. Probabilité d'ajustement aux proportions 1-1 :

$$0,30 > P > 0,20$$

Croisement AJ : 12-16. Probabilité d'ajustement aux porportions 1-1 :

$$0,50 > P > 0,30$$

Ces deux résultats sont en accord avec les proportions 1-1. La formule génétique des parents figure à l'annexe 1 et permet de construire le tableau 27 pour les deux catégories de disjonctions. Il est intéressant de constater d'après ce tableau que la non-apparition des plantes à fleurs blanches ne trouble aucunement la disjonction des caractères « violet » et surtout « marbré », génétiquement lié à « fleurs blanches ».

En fonction de ceci, l'hypothèse la plus vraisemblable est celle d'une délétion qui inclut le locus O-o sans toucher le locus Sc-M-sc.

Le croisement AA s'écrit alors : $\frac{V}{v}\frac{O}{\cdot}\frac{M}{m} \times \frac{V}{v}\frac{O}{o}\frac{M}{m}$

Le croisement AJ s'écrit alors : $\frac{V}{v}\frac{O}{o} \times \frac{V}{v}\frac{O}{\cdot}$

Tous deux donnent une F_1 composée pour moitié de plantes Oo qui donnent en F_2 une disjonction normale et pour moitié des plantes O· qui donnent des F_2 chez lesquelles n'apparaissent pas de plantes à fleurs blanches.

Douze familles F_3 issues de F_2 du premier type ont fourni des disjonctions normales. Deux familles F_3 issues de F_2 du second type ont donné des disjonctions chez lesquelles on n'a rencontré aucune plante à « fleurs blanches ».

VI. — DISCUSSION ET CONCLUSION

1°) *Localisation des différents gènes*

Parmi les caractères étudiés seul « graine violette » apparaît comme génétiquement indépendant de tous les autres. Nos résultats font ressortir que les quatre autres couples de gênes sont liés deux par deux :

liaison O-o—Sc-M-sc = 0,26
liaison R-r—Y-y = 0,29

Sirks indique que le groupe 1 comporte les facteurs suivants : O. M. A. B. E. Y. T.

A : intensité des pigments chlorophylliens dans la plante ;
B : dimensions de différents organes ;
E : port de la plante ;
T : dimensions de différents organes.

Selon ce travail, la distance entre M et Y est telle que la liaison peut ne pas apparaître dans nos croisements. Rien cependant, ne nous permet d'affirmer que

Y n'appartient pas à ce groupe qui, pour nous, deviendrait : O-o (0,26) Sc-M-sc... Y-y (0,29) R-r.

La présence de R-r au-delà de Y-y est plus vraisemblable en effet que sa présence entre Sc-M-sc et Y-y puisque la liaison entre Sc-M-sc et R-r n'apparaît pas.

2°) *L'action des différents gènes*

Chacun des gênes de pigmentation des téguments a une action propre. Plusieurs types de pigmentation peuvent coexister chez un même individu, même lorsque le phénotype à maturité semble indiquer une épistasie. En fait aucun d'entre eux n'est épistatique sur l'un quelconque des autres.

L'action du couple O-o sur la pigmentation est très intéressante, le gêne sous ses deux formes alléliques se comportant comme gêne pléïotrope.

L'allèle o apparaît comme un inhibiteur des pigmentations violette et rouge dont il provoque le remplacement par le gris auquel il donne naissance chez un génotype normal. Il inhibe également la coloration des diverses parties de la fleur et la coloration des nectaires des stipules. La similitude de comportement des colorations violette et rouge indique l'existence d'une analogie entre les deux pigments. Ils appartiennent tous les deux au groupe des anthocyanes et l'allèle o agit vraisemblablement par blocage d'un précurseur des pigments de ce groupe.

L'étude des croisements AA et AJ montre que la présence de deux allèles récessifs oo est nécessaire pour que se produise le blocage de la formation du pigment violet et que se développe la coloration grise. Un seul allèle est sans action. Par contre un seul allèle suffit à bloquer la formation de pigments dans les fleurs et les nectaires des stipules (les plantes parentes avaient la formule génétique *V o* et des graines violettes, des fleurs blanches et des nectaires des stipules non colorées).

L'action de l'allèle o sur les phénotypes marbrés est d'un autre ordre. Les plantes oo ont une coloration uniforme et noire qui traduit une modification de la répartition de pigments qui, selon ERITH, ont une réaction de tanins.

Enfin son action est nulle sur la pigmentation verte, dont la nature est très différente, comme sur la coloration du hile.

Nous accepterons donc la conclusion de ROWLANDS et CORNER, lorsqu'ils disent que les gènes de base ont une action sur la formation d'anthocyanes et de mélanines dans la fleur, du pigment dans les nectaires des stipules, d'anthocyanes et de composés du type tanin dans les téguments, mais pas d'action dans la localisation de pigment sur le hile des graines.

Par contre nos résultats mettent en évidence l'action du couple O-o sur la distribution du pigment noir dans les téguments des génotypes marbrés.

Il semble logique de conclure à une liaison chimique entre les anthocyanes de la plante entière et les mélanines de la fleur. Il est plus hasardeux de vouloir préciser les liaisons existantes ou d'affirmer qu'il n'existe pas de liaison entre les pigments noirs de la fleur, des téguments et du hile.

3°) *Réaction différentielle dans les croisements entre sous-espèces*

Pour expliquer ses résultats dans ce domaine, SIRKS fait appel à l'hypothèse de l'existence d'un caractère léthal diffus sur l'ensemble du chromosome I, la léthalité se manifestant dans le cytoplasme *minor*.

Dans une étude critique qui a suivi la publication des travaux de SIRKS, STERN fait appel à un gène léthal homozygote dans le cytoplasme *minor*. Les deux chromosomes d'origine *major* et *minor* ne feraient pas d'échanges entre eux.

S'ils devaient se confirmer, nos résultats indiqueraient que le phénomène est plus général. Il agirait indépendamment du croisement, la non-apparition de certains génotypes se manifestant chez la sous-espèce qui, utilisée comme femelle, porte les allèles normaux.

Cette partie du travail mérite d'être étendue aux autres caractères déterminés par des gènes situés sur le chromosome I et de porter sur un nombre plus grand de croisements. Il est également indispensable de tenter de déterminer la nature des phénomènes en cause. Quoi qu'il en soit, il semble exister entre les sous-espèces *major* d'une part et *minor* d'autre part, un obstacle partiel au croisement. L'existence de cet obstacle et la position de la sous-espèce *equina* justifieraient et faciliteraient la division de l'espèce *Vicia faba* en sous-espèces *minor* BECK, *equina* PERS, *major* HARZ. Actuellement cette distinction n'est basée que sur la fragmentation de la variation quantitative de certains caractères (taille de certains organes, poids des graines, etc.).

Reçu pour publication en janvier 1963.

SUMMARY

A STUDY OF COLOUR HEREDITY IN THE SEED COAT OF THE FIELD BEAN (*Vicia faba* L.)

This study of colour heredity in the seed coat of *Vicia faba* added information to the existing fund of knowledge on the subject.

Green and red were recessive in relation to the normal colour, while violet, marbled and black were dominant. The difference between brown and black was due to changes in the intensity of the same character. The genes responsible for the characters black and marbled were situated at the same locus.

Each of the colour genes referred to above exerted its own independent action. There was no case of epistasis between them.

Genetic linkage existed between the red loci (R-*r*) and the green loci (Y-*y*) : $p = 0.29$, and between the black and marbled loci (S*c*-M-*sc*) and O-*o* : $p = 0.26$.

O-*o* seemed to be a basic gene couple for the colouration of different parts of the plant, i. e. seed, flower, nectary and stipule.

Finally. the specific behaviour of certain crosses between *Vicia faba major* and *Vicia faba minor* might help both to facilitate and to explain the classical division of the species *Vicia faba* into three sub-species.

ZUSAMMENFASSUNG

DIE KORNFARBE DER PFERDEBOHNE (*Vicia faba*). EINIGE FORSCHUNGEN ÜBER DIE VERERBUNG DER VERSCHIEDENEN FARBEN

Die ausgeführten Forschungen über die Vererbung der Kornfarbe bei den *Vicia faba*-Bohnen erlaubten es einige Ergänzungen zu den schon bestehenden Kenntnissen auf diesem Gebiet anzuführen.

Grün und rot sind rezessive in Beziehung zu der normalen Farbe, während violette, marmoriert oder schwarz dominieren. Die braunen und schwarzen Farben stellen eines und desselben Charakter dar. Die Gene welche schwarz und marmoriert bestimmen, befinden sich an der selben Lage.

Jeder der obengenannten Färbungsgene hat eine unabhängige Wirkung. Es besteht keine Epistasie zwischen ihnen.

Es bestehen Koppelungen zwischen den Loci R-*r* (rot) und den Loci Y-*y* (grün) mit $p = 0{,}29$, und zwischen den Loci S*c*-M-*sc* (schwarz und marmoriert) und O-*o*, mit $p = 0{,}26$.

O-*o* bewirkt die Farbung von verschiedenen Teilen der Pflanze : Körner, Blüten, Nektarien der Nebenblätter.

Schliesslich könnte das besondere Verhalten einiger Kreuzungen zwischen *Vicia faba major* und *Vicia faba minor* die klassische Einteilung der Art *Vicia faba* in drei Unterarten erleichtern und erklären.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ERITH A. G., 1930. The inheritance of colour, size, form of seeds and of flower colour in *Vicia faba L. Genetica*, **13**, 477-510.

HEUSER A., 1931. Beobachtungen über Farben variationen der Samenschale von *Vicia faba L. Z. Pflanzenz.* **2**, 178-184.

HUA H. N., 1944. Linkage studies in *Vicia faba L. J. Agric. Assoc. China*, **178**, 25-35.

KAZNOWSKI L., 1923. Études sur la fève (*Vicia faba L.*) I. Féverole de Vistule. *Mem. Inst. Nation. Polon. Economie rurale Pulawy*, **4**, 50-86.

ROWLANDS D. G., CORNER J., 1962. Genetics of pigmentation in broad beans (*Vicia faba L.*). *C. R. Réunion Eucarpia, Paris*, 1962 (sous presse).

SIRKS M. J., 1931. Beitrage zu einer genotypischen Analyse der Ackerbohne *Vicia faba L. Genetica*, **13**, 210-631.

STERN C., 1932. Zur Deutung eines letalen Effekts in Kreuzungen zwischen *Vicia faba major* und *Vicia aba minor. Z. Indukt. Abstamm. Vererbungslehre*, **64**, 169.

ANNEXE I

Nature des croisements réalisés

T	$\frac{O}{O}\frac{R}{r} \times \frac{o}{o}\frac{R}{R}$
V	$\frac{r}{r} \times \frac{R}{R}$
AA	$\frac{V}{v}\frac{o}{o}\frac{m}{m} \times \frac{v}{v}\frac{O}{O}\frac{M}{m}$
AB	$\frac{V}{v}\frac{O}{O} \times \frac{v}{v}\frac{o}{o}$
AC	$\frac{O}{O} \times \frac{o}{o}$
AD	$\frac{V}{v}\frac{O}{O} \times \frac{v}{v}\frac{o}{o}$
AE	$\frac{V}{v}\frac{o}{o} \times \frac{v}{v}\frac{O}{O}$
AH	$\frac{V}{V}\frac{o}{o}\frac{m}{m} \times \frac{v}{v}\frac{O}{O}\frac{M}{M}$
AJ	$\frac{v}{v}\frac{O}{O} \times \frac{V}{v}\frac{o}{o}$
AK	$\frac{R}{r}\frac{O}{O}\frac{M}{m} \times \frac{R}{R}\frac{o}{o}\frac{m}{m}$
AL	$\frac{O}{O} \times \frac{o}{o}$
AM	$\frac{m}{m} \times \frac{M}{M}$
AN	$\frac{R}{R} \times \frac{r}{r}$
AO	$\frac{R}{R}\frac{m}{m} \times \frac{R}{r}\frac{M}{M}$
AQ	$\frac{v}{v} \times \frac{V}{V}$
AR	$\frac{v}{v} \times \frac{V}{V}$
BA	$\frac{V}{V}\frac{o}{o} \times \frac{v}{v}\frac{O}{O}$
BB	$\frac{V}{v}\frac{o}{o} \times \frac{v}{v}\frac{O}{O}$
BH	$\frac{v}{v}\frac{M}{m} \times \frac{V}{v}\frac{m}{m}$
BK	$\frac{M}{m}\frac{R}{r} \times \frac{m}{m}\frac{R}{R}$
BL	$\frac{M}{m} \times \frac{m}{m}$
BM	$\frac{M}{m} \times \frac{m}{m}$
BN	$\frac{O}{O}\frac{Sc}{Sc} \times \frac{o}{o}\frac{sc}{sc}$
BP	$\frac{R}{R}\frac{Sc}{Sc} \times \frac{r}{r}\frac{sc}{sc}$
BQ	$\frac{v}{v}\frac{Sc}{Sc} \times \frac{V}{V}\frac{sc}{sc}$
CN	$\frac{r}{r}\frac{Y}{Y} \times \frac{R}{R}\frac{y}{y}$
CO	$\frac{V}{V}\frac{Y}{Y} \times \frac{v}{v}\frac{y}{y}$
CP	$\frac{Y}{Y}\frac{Sc}{Sc} \times \frac{y}{y}\frac{sc}{sc}$
CQ	$\frac{Y}{Y}\frac{M}{M} \times \frac{y}{y}\frac{m}{m}$
CR	$\frac{Y}{Y}\frac{Sc}{Sc} \times \frac{y}{y}\frac{sc}{sc}$
CS	$\frac{v}{v}\frac{r}{r} \times \frac{V}{V}\frac{R}{R}$
CT	$\frac{r}{r}\frac{sc}{sc} \times \frac{R}{R}\frac{Sc}{Sc}$
CU	$\frac{R}{R}\frac{M}{m} \times \frac{r}{r}\frac{m}{m}$
CV	$\frac{r}{r}\frac{sc}{sc} \times \frac{R}{R}\frac{Sc}{Sc}$
CW	$\frac{v}{v}\frac{Sc}{Sc} \times \frac{V}{V}\frac{sc}{sc}$
CZ	$\frac{M}{M}\frac{sc}{sc} \times \frac{m}{m}\frac{Sc}{Sc}$
DB	$\frac{M}{M}\frac{sc}{sc} \times \frac{m}{m}\frac{Sc}{Sc}$
DF	$\frac{y}{y}\frac{O}{O} \times \frac{Y}{Y}\frac{o}{o}$
DG	$\frac{O}{O}\frac{Sc}{Sc} \times \frac{o}{o}\frac{sc}{sc}$

ANNEXE 2

AA-1 : Fraction en disjonction pour V-v et pour O-o.
AA-2 : Fraction en disjonction pour V-v et absence de oo.
AA-3 : Fraction de disjonction pour M-m et non pour V-v.
AA-4 : Fraction en disjonction pour O-o.
AA-5 : Fraction en disjonction pour V-v, non pour M-m.
AA-6 : Partie v-v de la disjonction pour V-v et M-m.
AA-7 : Fraction en disjonction pour M-m et O-o.
AA-8 : Fraction en disjonction pour V-v et M-m et non disjonction pour O-o.
Fraction en disjonction pour V-v et disjonction pour O-o (plantes O seulement).
AB-1 : Fraction en disjonction pour V-v.
AB-2 : Ensemble du croisement.
AO-1 : Fraction en disjonction pour V-v.
AO-2 : Ensemble du croisement.
AE-1 : Fraction en disjonction pour V-v.
AE-2 : Ensemble du croisement.
AH-1 : Ensemble du croisement.
AH-2 : Fraction O.
AJ-1 : Fraction en disjonction pour V-v.
AJ-2 : Ensemble du croisement, partie en disjonction pour O-o
AK-1 : Fraction en disjonction pour R-r.
AK-2 : Fraction en disjonction pour M-m.
AK-3 : Ensemble du croisement.
AK-4 : Fraction en disjonction pour R-r et non pour M-m.
AK-5 : Partie O de la fraction en disjonction pour M-m.
AK-6 : Partie O en disjonction à la fois pour M-R-o.
AO-1 : Fraction en disjonction pour R-r.
BB-1 : Fraction en disjonction pour V-v.
BH-1 : Fraction en disjonction pour V-v.
BH-2 : Fraction en disjonction pour M-m.
BH-3 : Fraction en disjonction pour V-v et M-m.
BK-1 : Fraction en disjonction pour R-r.
BK-2 : Fraction en disjonction pour M-m.
BL-1 : Fraction en disjonction pour M-m.
CU-1 : Fraction en disjonction pour M-m.

Ann. Amélior. Plantes, 1963, **13** (2), 119-131.

ACTION DE QUELQUES SUBSTANCES DE CROISSANCE SUR LA MISE A FRUITS DU POIRIER

L. DECOURTYE

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière, Angers (*Maine-et-Loire*)

SOMMAIRE

Deux types de problèmes ont été envisagés dans cette note. Le premier concerne l'augmentation de la mise à fruits de la variété de poirier *Doyenné du Comice*, dans des conditions climatiques normales, au moyen de pulvérisations de substances de croissance au moment de la floraison. L'acide gibbérellique a conduit dans ce cas à une augmentation sensible de la production en permettant l'évolution jusqu'à maturité de fruits dépourvus de pépins viables. Toutefois, des effets défavorables sur la végétation de l'arbre et sur la floraison de l'année suivante ont été observés.

La seconde partie concerne la possibilité de compenser dans une certaine mesure les pertes dues aux gelées printanières. Dans ce but, des pulvérisations d'acide gibbérellique à 75 p.p.m. et d'acide trichlorophénoxypropionique à 15 p.p.m ont été effectuées pendant la période de froid, sur deux variétés de Poirier, *Williams* et *Passe Crassane*. Les résultats obtenus ont été très encourageants.

Première Partie

ACTION DE L'ACIDE GIBBÉRELLIQUE SUR LA MISE A FRUITS DE LA VARIÉTÉ DE POIRIER *Doyenné du Comice*

Introduction

Obtenue à Angers en 1849 (Leroy, 1869), la variété de poire *Doyenné du Comice* est mondialement réputée pour son excellente qualité. Cependant, son aire de production est restreinte en raison de ses rendements faibles ou irréguliers comparés à ceux de variétés comme *Williams* ou *Épine du Mas*. Van Den Berge (1959) a analysé différents facteurs susceptibles d'agir sur la mise à fruits de la *Comice* : le

choix du pollinisateur, la taille, la sélection des greffons, le programme des traitements y compris les pulvérisations d'urée. Cette variété ayant une floraison normale ou même abondante, une augmentation du taux de nouaison conduirait à l'amélioration du rendement.

CHANDLER (1957) et BOSE (1959) ont étudié *in vitro* l'action de l'acide gibbérellique sur la germination et l'allongement du tube pollinique de 28 espèces dont aucune des genres *Pyrus* ou *Malus*. Neuf d'entre elles réagissaient favorablement à l'application d'acide gibbérellique, ce qui, *in vivo*, pourrait permettre une amélioration de la fécondation et de la fructification. Toutefois, l'effet de l'acide gibberellique était nul pour neuf espèces et nocif à toute concentration pour dix autres. Par ailleurs, l'acide gibbérellique est capable d'assurer l'évolution en fruits de fleurs de poiriers préalablement castrées (LIEBSTER et KETTNER, 1959, LUCKWILL, 1959 *a*, MODLIBOWSKA, 1961). Enfin, l'acide gibbérellique augmente nettement la récolte lorsqu'il est pulvérisé après des dégâts de gel (BLANEY et *al.*, 1958 ; GRIGGS et *al.*, 1956 et 1961 ; LUCKWILL, 1959 *b* et 1961 ; MODLIBOWSKA, 1961).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les essais ont été effectués au cours de trois années sur cinq vergers de la vallée de la Loire. Les arbres étaient greffés sur cognassier et conduits en haie fruitière palissée. Ils étaient âgés respectivement de 8 et 9 ans pour les vergers II et V, d'une douzaine d'années pour le verger I et d'une vingtaine d'années pour les vergers III et IV.

L'essai préliminaire réalisé en 1960 sur le verger I comportait une série de traitements effectués à la pleine floraison sur deux mètres de haie fruitière avec les produits suivants :

Acide 2-4-5 trichlorophénoxyacétique (2-4-5 T)	50 p.p.m.
Acide 2-4-5 trichlorophénoxypropionique (2-4-5 TP)	100 p.p.m.
Acide gibbérellique (sel de potassium à 75 p. 100)	100 p.p.m.
Bore (borate de sodium)	100 et 200 p.p.m.
Hormone D ...	0,1 et 0,2 ml/l.

Seul l'acide gibbérellique a été retenu pour les essais ultérieurs en 1961 et 1962 (1). Les concentrations ont varié de 50 à 100 p.p.m, les solutions étant additionnées d'un mouillant (tween 20) à 0, 05 p. 100. Un essai de kinétine à 30 p.p.m. a également été effectué en 1962. Les dates d'application ont varié du début à la fin de la floraison avec, dans un cas, un traitement de rappel un mois après la chute des pétales (verger III). Chaque traitement a été effectué sur trois ou quatre arbres entiers comportant en moyenne 300 inflorescences (vergers III et IV) ou 500 inflorescences (vergers II et V). Des comptages de fruits ont été faits à diverses périodes de l'année. Le poids moyen des fruits et le pourcentage de fruits dépourvus de pépins viables ont été déterminés à la récolte. Dans l'analyse on a groupé dans un même bloc les arbres ayant le nombre d'inflorescences le plus voisin. Il est apparu en effet que, toutes conditions égales par ailleurs, le pourcentage de nouaison est d'autant plus faible que le nombre d'inflorescences sur l'arbre est plus élevé.

RÉSULTATS

En 1960, les traitements effectués avec le 2-4-5 T et le 2-4-5 TP ont supprimé toute fructification et ont été accompagnés de dégâts graves sur la végétation. La sensibilité de la variété *Doyenné du Comice* à ces produits apparaît donc

(1) En 1960 et 1962, nous avons utilisé le sel de potassium de l'acide gibbérellique à 75 p. 100 de la " N.B.C. Cleveland ". En 1961, nous avons utilisé la formule Vt 2089 à 10 p. 100 de la gibbérelline de la Société Rhône-Poulenc, Paris.

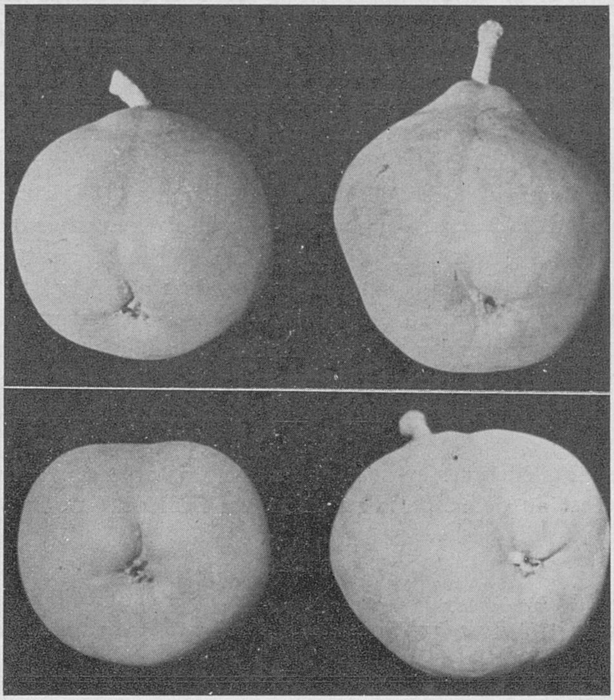


FIG 1. — *Fruits de* Comice *déformés par suite d'un traitement à l'acide gibbérellique à* 100 p.p.m *à la pleine floraison. Une dépression longitudinale et des boursouflures au niveau de l'œil sont particulièrement visibles.*

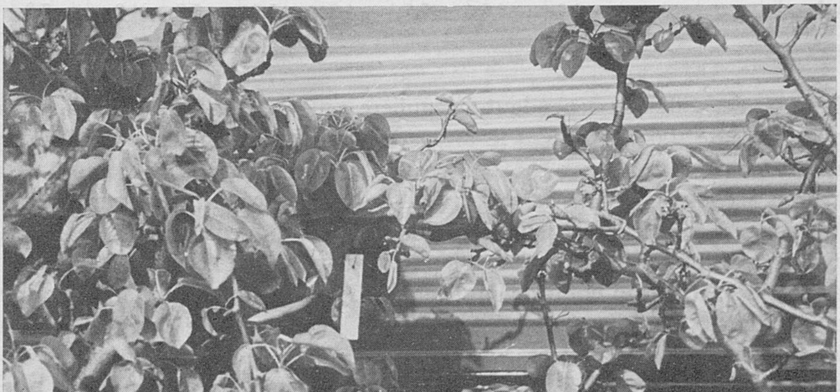


FIG 2. — *Retard du débourrement à la suite d'une pulvérisation d'acide gibbérellique l'année précédente. Le témoin se situe à gauche de l'étiquette et la partie traitée à droite.*

du même ordre que celle de la variété *Anjou* alors que la variété *Williams* supporte des doses de 100 p.p.m. (BATJER et *al.*, 1951). Les traitements à l'hormone D et au bore n'ont eu aucun effet marquant.

Sur la partie traitée à l'acide gibbérellique, on a constaté d'abord un grossissement général des ovaires suivi d'une chute considérable six semaines après le traitement. Le pétiole des feuilles entourant l'inflorescence était significativement plus long que celui des feuilles du témoin (+ 0,4 cm). A la récolte, le nombre de fruits était deux fois plus élevé sur la partie traitée que sur le témoin. De nombreux fruits présentaient une déformation de la cuvette de l'œil avec des sépales turgescents et une ligne sectoriale marquée (fig. 1). La moitié des fruits récoltés était dépourvue de pépins viables et cette population de fruits explique l'excédent de rendement. A l'automne, la chute des feuilles a été plus tardive d'une quinzaine de jours sur la partie traitée. Au printemps suivant (1961), la floraison a été nulle sur cette zone et le débourrement retardé d'une quinzaine de jours (fig. 2).

Les traitements effectués en 1961 et les résultats obtenus sont rassemblés dans le tableau 1. C'est au début de la floraison que l'efficacité de la pulvérisation est

TABLEAU I

Températures minima relevées à 2 mètres sous abri et à 1 mètre sur sol cultivé dans la partie basse du verger au cours du mois de mars 1961 (en degrés C)

	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
sous abri..........	— 1,8	+ 1,5	— 0,8	— 2,8	+ 1,5	+ 1,2	0,0	+ 4,0	— 3,8	— 2,5
à 1 m du sol	—	— 4,6	— 6,6	— 7,6	— 4,2	— 5,2	— 5,2	— 3	— 7,3	— 7,2

la plus grande. Elle est cependant irrégulière puisque l'accroissement du nombre de fruits passe de 100 p. 100 dans le verger II à 35 p. 100 dans le verger III et pratiquement zéro dans le verger IV. L'augmentation importante du nombre de fruits par arbre s'accompagne dans le verger II d'une réduction du poids moyen du fruit. Les traitements postérieurs à la pleine floraison provoquent une légère diminution de la mise à fruit. Cette réduction est particulièrement nette dans le verger II où le traitement effectué fin floraison supprime l'effet bénéfique du premier traitement. Dans la plupart des lots traités, on constate l'existence de fruits dépourvus de pépins à embryons viables alors que de tels fruits n'ont jamais été trouvés dans les témoins. Dans le verger III, nous avons observé une proportion de 40 p. 100 de fruits à quatre loges carpellaires seulement.

Les fruits récoltés sur les arbres traités présentaient des déformations semblables à celles observées en 1960. Certains d'entre eux nous ont paru peu juteux et peu parfumés. Cette baisse de qualité, bien que difficile à préciser, rappelle les observations de GRIGGS et *al.* (1957, 1960) sur des fruits de *Williams* avec et sans pépins.

Aucune différence importante n'a été remarquée au moment de la chute des

feuilles. De même, on n'a pas constaté de réduction brutale de la floraison en 1962. Toutefois, les arbres traités ont présenté dès la fin du mois de mai 1961 un développement plus marqué de brindilles particulièrement à partir des bourses. Cette production de bois a probablement nui à la différenciation des bourgeons floraux (fig. 3).

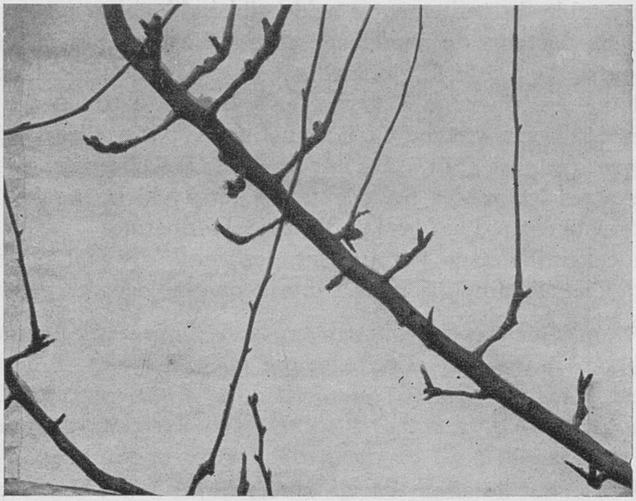


FIG 3. — *Influence du traitement par l'acide gibbérellique sur le développement d'yeux à bois à partir des bourses. Ce départ d'yeux à bois s'observe également chez le témoin, mais il est un peu plus fréquent sur les arbres traités.*

L'objectif des essais repris en 1962 (verger V) était de conserver les effets bénéfiques sur la mise à fruit en réduisant l'incidence sur la végétation grâce à l'emploi d'une concentration plus faible (50 p.p.m). Par ailleurs, les résultats différents

TABLEAU 2

Influence des pulvérisations d'acide gibbérellique à différentes concentrations et à différentes dates sur la mise à fruits (essais effectués en 1962, verger V)

	Témoin	A. G. 50 p. p. m début floraison	A3 — 75 p. p. m début floraison	K — 30 p. p. m début floraison
Nombre de fruits pour 100 inflor..	45	48	37	39
Pourcentage de fruits sans pépins viables	0	15	—	10
Nombre de fruits par arbre......	203	240	196	200
Poids en kg par arbre...........	34	40	35	33
Poids moyen en g. par fruit......	167	167	178	165

obtenus par BUKOVAC (1962) sur la mise à fruit du pommier selon la formule de gibbérelline utilisée nous ont conduit à rechercher des produits mieux définis (Gibbérelline A3 à 75 p.p.m). Enfin, nous avons adjoint à titre nouveau, un traitement à la kinétine à 30 p.p.m. Tous les traitements ont été faits en début floraison. Les résultats obtenus figurent au tableau 2.

L'effet favorable du traitement « acide gibbérellique 50 p.p.m » se manifeste dans les différents facteurs du rendement mais il n'atteint pas sa limite de signification. Par contre, l'effet de la gibbérelline A3 est pratiquement nul. Ce type de gibbérelline donne également à WITTWER et à BUKOVAC (1962) des résultats bien inférieurs à ceux de la gibbérelline A4. La kinétine n'a pas eu d'action à cette concentration bien que quelques fruits sans pépins aient été observés. Les déformations de fruits constatées les années précédentes se retrouvaient sur les lots AG 50 et A3 75 mais n'existaient pas sur les lots traités à la kinétine.

Dans un échantillonnage portant sur des fruits de calibre non commercial (inférieur à 18 cm), la proportion de fruits à quatre loges carpellaires seulement a atteint 50 p. 100.

CONCLUSION

Appliqué en début floraison, l'acide gibbérellique à une concentration de l'ordre de 100 p.p.m est capable d'augmenter la mise à fruits dans des proportions variables. Il apparaît que le mécanisme d'action est le développement poursuivi de fruits dont les pépins ont avorté précocement. Il est remarquable en effet que le témoin n'ait jamais présenté de fruits sans pépins alors qu'il en existait une certaine proportion dans les lots traités.

Dans une comparaison de six variétés, MODLIBOWSKA (1961) constate que *Doyenné du Comice* est celle qui fournit le moins de fruits parthénocarpiques (1,6 p. 100) dans les conditions naturelles et que, parallèlement, c'est la variété qui est la moins influencée par un traitement à l'acide gibbérellique.

Il ne semble pas que la fécondation soit améliorée puisque le nombre de pépins par fruit est le même dans les lots témoins que dans les lots traités, une fois soustraite la population des fruits sans pépins. Des observations de germination de pollen de poirier sur milieu gélosé sucré en présence d'acide gibbérellique ont confirmé ce point de vue. Le pourcentage de germination est réduit de 30 p. 100 dès que la teneur en acide gibbérellique atteint 2 p.p.m et la germination est pratiquement nulle lorsque la concentration est de 20 p.p.m. L'allongement du tube pollinique subit des modifications du même ordre.

L'absence d'efficacité de la gibbérelline A3 laisse envisager que ce produit n'est pas le plus actif dans le mélange commercial utilisé à la même dose. La déformation des fruits et surtout les conséquences possibles sur la végétation et la floraison de l'année suivante sont des obstacles à l'utilisation pratique de ce traitement pour l'augmentation de la mise à fruit de la *Comice*.

DEUXIÈME PARTIE

UTILISATION DE SUBSTANCES DE CROISSANCE POUR AUGMENTER LA MISE A FRUITS DU POIRIER APRÈS DES DÉGÂTS DE GEL

INTRODUCTION

En 1956, GRIGGS et *al.* signalaient que des pulvérisations d'acide 2-4-5 trichlorophénoxypropionique (2-4-5 TP) au moment de la pleine floraison accroissaient la mise à fruits de la variété de poire *Williams* particulièrement après des gelées. Par la suite, les auteurs américains (DEGMAN et BATJER, 1955, WESTWOOD et BATJER, 1957) s'orientaient davantage vers des traitements au 2-4-5 TP en fin de saison végétative pour accroître la nouaison au printemps suivant. GRIGGS et IWAKIRI (1961) confirmaient l'action du 2-4-5 TP pulvérisé à l'automne et mentionnaient l'action favorable de l'acide gibbérellique appliqué à la pleine floraison. LUCKWILL (1959 *a* et 1959 *b*) cherchant à obtenir des fruits de pommier et de poirier sans fécondation, constatait que des pulvérisations d'acide gibbérellique à la pleine floraison étaient capables d'assurer le développement de fruits sur les variétés de poirier *Laxton's Superb* et *Williams*. Il envisageait alors l'utilisation de l'acide gibbérellique pour réduire les pertes dues au gel. Le printemps 1961 particulièrement froid en Europe occidentale au moment de la floraison des poiriers, a permis à LUCKWILL (1961) et Miss MODLIBOWSKA (1961) de vérifier l'influence de l'acide gibbérellique ou du 2-4-5 TP sur la mise à fruits après des dégâts de gel. Des conditions climatiques semblables nous ont conduit à expérimenter l'action de ces substances sur deux variétés de poirier *Williams* et *Passe Crassane.*

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les températures minima relevées à 2 m sous abri ont atteint moins 3, 8° C au cours de cette période tandis que les températures les plus basses lues à un mètre du sol dans la partie basse du verger ont atteint moins 7,6° C. (tabl. 1).

Les arbres de *Williams* et *Passe Crassane* utilisés dans cet essai étaient greffés sur cognassier, conduits en forme libre et âgés d'une dizaine d'années. Le 20 mars 1961, ils étaient au stade de début floraison et le 30 mars en début de chute des pétales. Les traitements ont été effectués le 23 mars alors que le noircissement des ovaires était déjà très visible. On a pu estimer à 85 ou 90 p. 100 le nombre de fleurs alors détruites.

Deux solutions ont été préparées, l'une à 75 mg/l d'acide gibbérellique, l'autre à 15 mg/l de 2-4-5 TP avec adjonction d'un mouillant (tween 20) à 0,05 p. 100. Chaque solution a été pulvérisée à faible pression jusqu'à ruissellement sur trois arbres de *Williams* et trois arbres de *Passe Crassane*.

TABLEAU I

Influence des pulvérisations d'acide gibbérellique à différentes concentrations et à différentes dates sur la mise à fruits (essais de 1961)

	Verger II			Verger III			Verger IV			
	Témoin	75 p.p.m. déb. flor.	75 p.p.m. déb. flor. + 75 p.p.m. fin flor.	Témoin	100 p.p.m. déb. flor.	50 p.p.m. fin flor. + 50 p.p.m. 30 jours après	Témoin	100 p.p.m déb. flor.	100 p.p.m. fin flor.	75 p.p.m. fin flor.
Nombre de fruits pour 100 inflorescences	9,7	*21,0*	10,7	41	*54*	36	40	41	39	37
Pourcentage de fruits sans pépins viables	0	*32*	—	0	10	15	0	0	10	5
Nombre de fruits par arbre	52	*102*	55							
Poids en kg par arbre.	11,4	17,8	—							
Poids moyen d'un fruit (g)	0,220	*0,175*	—							

Les résultats en italique sont significativement différents des valeurs correspondantes du témoin au seuil de probabilité de 0,05.

Résultats

Pour les deux variétés, les traitements ont provoqué une turgescence des jeunes fruits suivie d'une croissance marquée tandis que la plupart des fleurs tombaient sur le témoin. Plusieurs fruits par bouquet floral se sont maintenus jusqu'à la fin du mois d'avril. L'épiderme des fruits ayant reçu le traitement acide gibbérellique était alors grisâtre et légèrement craquelé. Une chute importante s'est produite au début du mois de mai.

Sur *Williams* on constatait encore le 9 mai un taux de nouaison beaucoup plus élevé sur les lots traités mais cet écart était considérablement réduit le 20 juillet (tabl. 2).

A la récolte (tabl. 3), l'accroissement du nombre de fruits sur les arbres traités à l'acide gibbérellique n'est pas significatif. Par contre, le nombre de fruits est près de trois fois plus élevé sur les arbres traités au 2-4-5 TP que sur les témoins. Les résultats sont du même ordre en ce qui concerne les rendements moyens par arbre. Le poids moyen des fruits est légèrement plus faible pour les lots traités, surtout lorsqu'on a employé l'acide gibbérellique.

Sur *Passe Crassane*, nous avons observé un allongement général de la forme du fruit, un bombement de la cuvette de l'œil et une turgescence des sépales à maturité (fig. 1). Ces déformations rappellent celles décrites par GRIGGS et *al.* (1957, 1960) sur *Williams* avec et sans pépins ainsi que par LUCKWILL (1961) et MODLIBOWSKA (1961). Les traitements ont en effet nettement accru la proportion des fruits sans

TABLEAU 2

Influence des traitements sur la chute des jeunes fruits de la variété Williams.

	Nombre de fruits pour cent inflorescences	
	9 — V	20 — VII
Témoin	12	10
Acide gibbérellique	*36*	10
2-4-5 TP	*32*	*16*

Les chiffres en italique sont significativement différents du témoin au seuil de probabilité de 0,05.

TABLEAU 3

Influence des pulvérisations de substances de croissance après des gelées sur la récolte de deux variétés de poirier.

	Williams			Passe Crassane		
	Témoin	A. G. 75 p.p.m.	2-4-5 TP 15 p.p.m.	Témoin	A. G. 75 p.p.m.	2-4-5 TP 15 p.p.m.
Nombre de fruits par arbre	20	26	*50*	9	16	*25*
Poids en kg par arbre	2,6	2,5	*6,0*	2,7	3,4	*6,8*
Poids moyen en g d'un fruit	130	100	120	310	212	272
Pourcentage de fruits sans pépins.	50	*74*	*63*	24	*75*	*69*

Les chiffres en italique sont significativement différents du témoin au seuil de probabilité de 0,05.

pépins (tabl. 3), surtout pour la variété *Passe Crassane* qui en produit peu naturellement. L'absence de remarques de cet ordre pour *Williams* est probablement due à la fréquence élevée de fruits sans pépins chez le témoin.

L'excédent de rendement est fourni par ces fruits sans pépins qui ont pu poursuivre leur évolution grâce aux traitements. Nous avons cherché à préciser le stade

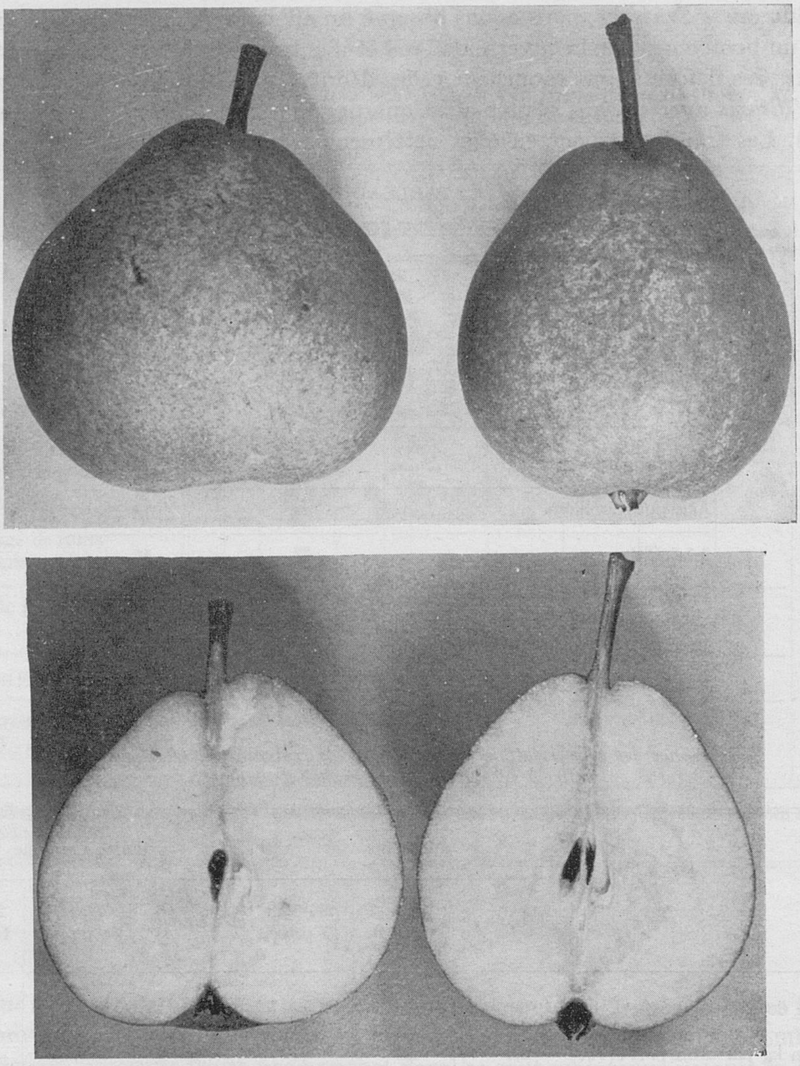


FIG. 1. — *Influence du traitement à l'acide gibbérellique au moment de la floraison sur la forme des fruits de la variété* Passe Crassane. *A gauche, fruits témoins; à droite, fruits traités.*

de développement du fruit, en fonction de la taille du pépin, auquel les substances de croissance ont été efficaces. Dans ce but, les fruits des trois lots de *Passe Crassane* ont été répartis en cinq classes en fonction du nombre et des dimensions des pépins qu'ils contenaient :

1° Fruits ayant au moins un pépin normalement constitué de 9 mm environ;
2° Fruits ayant au moins un pépin de longueur normale mais plat ;
3° Fruits ayant au moins un pépin avorté de 5 mm environ ;
4° Fruits ayant au moins un pépin avorté de 3 mm environ ;
5° Fruits totalement dépourvus d'ébauche de pépins.

Le faible effectif de la classe 2 qui correspond à des pépins ayant avorté après la chute de juin a conduit à grouper les effectifs des classes 1 et 2. De même, les classes 3 et 4 qui représentent des fruits dont les graines ont avorté avant la chute physiologique de juin (ROSPER, 1957) ont été réunies (tabl. 4).

TABLEAU 4

Nombre de fruits pour chaque traitement en fonction du degré d'évolution des pépins.
(*variété* Passe Crassane)

	Classes 1-2	Classes 3-4	Classe 5	Récolte totale de fruits
Témoin	20	7	0	27
Acide gibbérellique	13	24	11	48
2-4-5 TP	24	35	16	75

La vérification de l'hypothèse d'homogénéité de ces trois populations de fruits conduit à un χ^2 élevé correspondant à une probabilité de vraisemblance très inférieure à 1 p. 100. On constate que le nombre de fruits ayant au moins un pépin viable est sensiblement le même pour les trois échantillons malgré un certain fléchissement pour le traitement à l'acide gibbérellique. Par contre, les fruits totalement dépourvus d'ébauches de pépins n'existent que dans les lots traités et l'effectif des classes 3 et 4 y est considérablement augmenté. Si l'on se rapporte au schéma hormonal de LUCKWILL (1953), concernant le développement des fruits, on constate que les traitements au 2-4-5 TP et à l'acide gibbérellique ont été capables de remplacer le stimulus dû aux premières divisions de l'endosperme alors que le froid seul ne le fait pas (classe 5). Par la suite, ils ont remplacé le stimulus dû à la croissance de l'embryon (classes 3, 4 et 5).

La végétation ultérieure des arbres traités n'a pas montré d'anomalies à l'automne lors de la chute des feuilles ni à la floraison du printemps suivant.

CONCLUSION

Les essais montrent l'intérêt des pulvérisations de ces deux substances de croissance en cas de dégâts de gel. L'action de l'acide gibbérellique apparaît cependant médiocre au regard d'autres essais. De telles expériences mériteraient d'être reprises avec des gibbérellines de formulation mieux connue. WITTWER et BUKOVAC (1962) ont obtenu sur des espèces maraîchères et fruitières des résultats très différents selon le type de gibbérelline employé.

Sur le plan pratique, il est essentiel de connaître ce que représente la récolte obtenue par rapport à ce qu'elle aurait été si les fleurs n'avaient pas gelé. Ce verger étant en début de production, on peut admettre un accroissement linéaire du rendement entre les années 1960 et 1962. Dans une telle estimation, la récolte attendue

s'établit à 65 fruits par arbre pour *Williams* et 20 fruits par arbre pour *Passe Crassane.* Il est facile de constater qu'au moins le traitement au 2-4-5 TP (respectivement 50 et 25 fruits) a permis d'obtenir des rendements de cet ordre.

De tels traitements qui ont l'avantage d'être efficaces alors que les dégâts sont déjà visibles paraissent très encourageants pour l'avenir.

Reçu pour publication en janvier 1963.

REMERCIEMENTS

La gibbérelline à 10 p. 100 nous a été aimablement fournie par les Établissements Rhône Poulenc, la gibbérelline A3 et la kinétine par le Professeur Wittwer (Michigan). Il nous est agréable de les en remercier.

SUMMARY

EFFECT OF SOME GROWTH REGULATORS ON FRUIT SET OF PEARS

Among some growth regulators tested, gibberellic acid and 2-4-5 trichlorophenoxypropionic acid can increase pear fruit-setting.

Pear trees of the variety *Doyenné du Comice* which is not always a good bearer have been sprayed with gibberellic acid in an attempt to increase fruit-set. After three years of trials, it appears that the best time for spraying is the beginning of bloom and the best concentration about 100 p.p.m of gibberellic acid. A treatment with gibberellin A3 did not give so good results as the commercial gibberellic acid at the same concentration. At picking, deformations appeared on the treated fruits. Some physiological consequences were also observed, specially a reduction in flowering the next year.

During the 1961 spring, severe frosts occurred during bloom and destroyed about 90 p. 100 of the flowers in an orchard of *Williams* and *Passe Crassane* trees. Solution of gibberellic acid at the concentration of 75 p.p.m. or of 2-4-5 trichlorophenoxypropionic acid at 15 p.p.m have been sprayed on pear-trees three days after strongest frost when ovaries were already brown. An increase of yield was observed at picking specially on the trees sprayed with 2-4-5 TP on which the crop reaches practically a normal level. This increase of the yield is mainly due to the development of seedless fruits. These fruits have generally an abnormal shape in relation with seedlessness.

ZUSAMMENFASSUNG

WIRKUNG EINIGER WUCHS STOFFE AUF DEN FRUCHTANSATZ BEI VERSCHIEDENER BIRNENSORTEN

Unter einigen gebrauchten Wuchsstoffen haben sich die Gibberellin-Säure und die 2-4-5-Trichlor-Phenoxypropinsäure als fähig erwiesen, die Frucht-bildung beim Birnenbaum zu fördern. Man benutzte Bespritzungen mit Gibberellin-Saure, in der Absicht den Fruchtansatz, bei dieser öfters wenig ertragreichen Birnensorten zu verbessern. Die besten Erfolge wurden wenn die Bespritzung anfangs der Blüte stattfand und zwar mit einer zehnprozentigen Konzentrierung erziehlt. Gibberellin A 3 erzeigte sich weniger wirksam als das sich im Handel befindliche gleichkonzentrierte Präparat. Es wurde eine Formveränderung der Früchte nebst einigen Vorfällen, die das Wachstum beeinflussten, beobachtet, besonders, in gewissen Obstgärten, eine Blütenverminderung im folgenden Jahr.

Un einem mit « Williams » und « Passe Crassane » bepflantzten Obstgarten vernichtete das Frostwetter, das im Laufe des Frühjahrs 1961 zur Blütezeit eintrat, 85 bis 90 Prozent der Blüten. Drei Tage nach der stärksten Frost wurde eine Bespritzung mit 7,5 prozentiger Gibberellinsäure oder mit 1,5 prozentiger 2-4-5 T P Säure durchgeführt. Der Endertrag war darauf besser, besonders bei den Bäumen die mit 2-4-5 TP behandelt wurden, auf welchen die Ernte praktisch normal war. Dieser Überschuss an Ertrag ist wesentlich der Entwicklung von kernlosen Früchten zuzuschreiben. Dieselben zeigen ausserdem eine Formveränderung, welche im Zusammenhang mit der Abwesenheit von Kernen steht.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BATJER L. P., UOTA M., 1951. Effect of 2-4-5 trichlorophenoxypropionic acid sprays on fruit set of pears and apples. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **58**, 33-36.

BLANEY L. T., ZIELINSKI Q. B., GARREN R. A., 1958. Effect of potassium gibberellate on fruit setting in *Bartlett* Pear. (Communication personnelle à WITTWER et BUKOVAC.)

BOSE N., 1959. Effect of gibberellin on the growth of pollen tube. *Nature G. B.*, **184**, 1577.

BUKOVAC M. J., 1962. Action de l'acide gibbérellique sur la parthénocarpie de la pomme. (Cité par P. REMY dans « Compte rendu d'un voyage d'études aux États-Unis et au Canada ».)

CHANDLER C., 1957. The effect of gibberellic acid on germination and pollen tube growth. *Contr. Boyce Thomp. Inst.*, **19**, 215-223.

DEGMAN E. S., BATJER L. P., 1955. Delayed effects of 2-4-5 trichlorophenoxypropionic acid sprays on Anjou pears. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **66**, 84-86.

GRIGGS W. H., HARRIS R. W., IWAKIRI B. T., 1956. The effectiveness of growth regulators in reducing fruit loss of Barlett pears caused by freezing temperatures. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **67**, 95-101.

GRIGGS W. H., IWAKIRI B. T., CLAYPOOL L. L., 1957. A comparison of growth maturity and quality of seedless *Bartlett* pears. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **70**, 78-83.

GRIGGS W. H., CLAYPOOL L. L., IWAKIRI B. T., 1960. Further comparisons of growth maturity and quality of seedless and seeded *Bartlett* pears. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **76**, 74-84.

GRIGGS W. H., IWAKIRI B. T., 1961. Effect of gibberellin and 2-4-5 trichlorophenoxypropionic acid sprays on *Bartlett* pear trees. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **77**, 73-89.

LEROY A., 1869. *Dictionnaire de pomologie*, **2**, 61, Paris.

LIEBSTER G., KETTNER H., 1959. *Versuche mit Gibberellinsaüre* in *Obstau Erwerbsobstbau*, 1, 19-20 et 25-28.

LUCKWILL L. C., 1953. Studies of fruit developement in relation to plant hormones. I. Hormone production by the developping apple seed in relation to fruit drop. *J. Hort. Sci.*, **28**, 1, 14-24.

LUCKWILL L. C., 1959. *a.* The effect of gibberellic acid on fruit set in apples and pears. *Annu. Rep. Agric. Hort. Res. Stat. Long Ashton*, 59-64.

LUCKWILL L. C., 1959 *b.* Gibberellic acid can save pears. *Grower*, **52**, 451-453.

LUCKWILL L. C., 1961. The effect of gibberellic acid on the cropping of pears following frost damage. *Annu. Rep. Agric. Hort. Res. Stat. Long Ashton*, 61-66.

MODLIBOWSKA I., 1961. Stimulation of fruit development in frost damaged pears. *Annu. Rep. East. Maling Res. Stat.*, **1960**, 46-48.

ROSPER A., 1957. Recherches sur le développement du fruit chez quelques variétés de poirier et de pommier. *Thèse Fac. Sci. Paris*, 95 p. ronéo.

VAN DEN BERGE 1959. Aantekeningen bij de aanplant van *Doyenné du Comice* (notes sur la croissance de Doyenné du Comice). *Fruitteelt*, **49**, 1178-1179, abstract.

WESTWOOD M. N., BAJTER L. P., 1957. Effect of 2-4-5- trichlorophenoxypropionic acid sprays on set and yield of *Anjou* pears. *Wash.* Strat. *Hort. Ass. Proc.*, **53**, 35.

WITTWER S. H., BUKOVAC M. J., 1962. Specificity of the gibberellins in crop response. *Communication présentée au XVI[e] Congrés International d'Horticulture* (Bruxelles, août-septembre 1962. abstract).

Ann. Amélior. Plantes, 1963, **13** (2), 133-140.

ACTION DES RADIATIONS IONISANTES SUR UNE CHIMÈRE DE POMMIER

L. DECOURTYE

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière, Angers (Maine-et-Loire)

SOMMAIRE

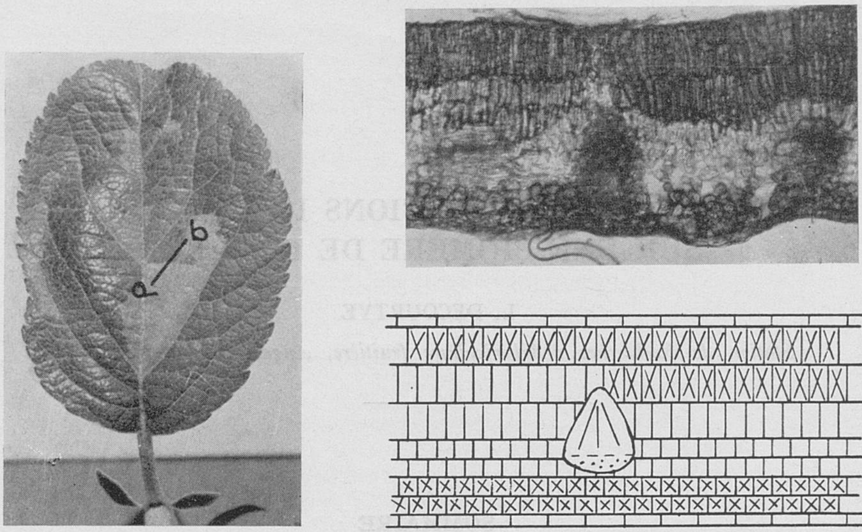
Une déficience chlorophyllienne affectant les tissus profonds a été observée sur un porte-greffe de pommier. L'irradiation de ce mutant en chimère a permis d'isoler chacun des deux tissus constitutifs à l'état homogène. Deux chimères nouvelles, différentes du matériel de départ par la répartition des couches normales et déficientes, ont également été observées.

L'interprétation de ces modèles variés est discutée en fonction de l'hypothèse des couches histogéniques de DERMEN.

INTRODUCTION

Différents auteurs ont montré que les rayonnements ionisants appliqués à des bourgeons en chimère péricline étaient capables de provoquer des perturbations dans la répartition normale des différentes couches cellulaires de l'apex. En soumettant aux rayons X des rameaux de la variété de pommier *Loop Spy* qui est une chimère polyploïde du type 2-2-4-4, Charlotte PRATT (1960) a retrouvé dans les rameaux issus des bourgeons irradiés des types 2-4-4-4, 2-2-4-4, 2-2-2-4 et purs diploïdes. DOMMERGUES (1960) à démontré la nature de chimère péricline du mutant anthocyané de la variété de poirier *Williams, Max Red Bartlett,* en obtenant une proportion élevée de rameaux totalement verts, formés à partir des couches profondes. Cet auteur (DOMMERGUES, 1962) a également noté, après irradiation, la présence de deux chimères différentes de la chimère d'origine, l'une à bois rouge et à feuilles vertes, l'autre à bois rouge et à feuilles rouges sur les bords. NYBOM (1961) a montré que la *Williams Striped* différait de la *Williams* normale par ses couches profondes *albina.*

Nous avons appliqué des méthodes analogues à un mutant chlorophyllien de pommier en chimère péricline. L'irradiation de ce matériel a permis d'observer des rameaux de types nouveaux présentant une gamme étendue des combinaisons possibles entre la répartition des couches chlorophylliennes et non chlorophylliennes.



A B

FIG. 1. — *Mutant original apparu sur le porte-greffe* MM 112.

A. — Aspect de la feuille présentant une décoloration de part et d'autre de la nervure centrale.

B. — Coupe transversale pratiquée selon (*ab*) dans la partie claire du limbe. On remarque une seule couche palissadique chlorophyllienne à gauche du faisceau libero-ligneux et deux couches à droite. Seule la moitié inférieure du tissu lacuneux est chlorophyllienne.



A B C

FIG. 2. — *Différents modèles de rameaux obtenus après irradiation du type* 1.

A. — Feuille *albina* écorce claire, type 3,

B. — Feuille bicolore, blanche et verte, écorce sombre, type 4,

C. — Feuille bicolore, verte et jaune, écorce claire, type 5.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des cépées du porte-greffe *Malling Merton 112* ont été constituées en 1958 à la Station de Recherches d'Angers à partir de marcottes racinées reçues de la Station d'East-Malling. Dès 1959, certaines tiges issues d'une de ces marcottes ont présenté des feuilles avec des zones vert clair de part et d'autre de la nervure centrale (fig. 1A). En même temps, l'écorce présentait des bandes longitudinales rouges alternant avec la teinte violacée du type normal. Pour les autres caractères, les rameaux étaient semblables au *MM 112*.

C'est à notre connaissance le second mutant spontané apparu sur un porte-greffe de pommier. GARNER et KEEP ont en effet décrit en 1954 un mutant moins vigoureux du porte-greffe *East-Malling XIII* dont l'étude a montré qu'il s'agissait d'une chimère polyploïde.

Ce mutant panaché de *MM 112* a été irradié aux rayons gamma à la dose de 5 000 roentgens en 1959 et en 1961 selon deux modalités. En 1959, le matériel a été irradié au mois de septembre, puis écussonné sur deux porte-greffes *EM I* et *EM IV*. La reprise a été faible et dix scions proviennent de ce traitement. En 1961, le matériel était constitué de six scions d'un an écussonnés sur *EM VII* et rabattus à 60 cm. L'irradiation a eu lieu en novembre. Le nombre de sujets traités dans chacun des cas est trop faible pour que l'on puisse tirer des conclusions concernant le mode de traitement. Les résultats ont donc été analysés globalement.

Afin d'éliminer dans la mesure du possible les anomalies dues aux effets primaires et ne correspondant pas à une réorganisation stable de l'apex, seuls les rameaux ayant effectué une croissance supérieure à 20 cm ont été pris en considération.

La structure des feuilles anormales apparues à la suite du traitement a été observée sur des coupes faites à main levée sans coloration. Le niveau des coupes s'est situé dans la partie du limbe proche de la nervure centrale et dans le tiers supérieur de la feuille. D'après DERMEN (1951), c'est dans cette région que la contribution de la couche L III est la plus fréquente dans les feuilles de pommier.

RÉSULTATS

Alors que sur les scions témoins deux rameaux seulement sont apparus totalement verts, cinq modèles différents se sont développés sur les scions traités :

1. — le type d'origine ayant une décoloration de part et d'autre de la nervure centrale et une écorce à bandes longitudinales rouges (fig. 1A) ;

2. — un type à feuilles totalement vertes, à écorce violacée sombre, ressemblant au *MM 112* normal ;

3. — un type à feuilles totalement blanches à écorce rouge (fig. 2A) ;

4. — un type à feuilles bicolores blanches avec une partie centrale verte. L'écorce est violacée sombre (fig. 2B) ;

5. — un type à feuilles jaune verdâtre bordées d'un étroit liséré vert foncé et à écorce rouge (fig. 2C).

Le nombre de rameaux de ces différents types est rassemblé dans le tableau 1.

La plupart de ces rameaux sont apparus directement à partir d'une rosette de feuilles normales. Seule une chimère sectoriale *albina* s'est maintenue sur plusieurs mérithalles. Pour chacun de ces types, le modèle de la feuille a été remarquablement constant pendant toute la saison de végétation. On peut donc penser que l'on est en présence de chimères stables où la participation de chaque couche ne varie que dans des limites assez étroites.

TABLEAU I

Nombre de rameaux des différents types apparus après l'irradiation et ayant effectué une croissance supérieure à 20 cm

	Type 1	Type 2	Type 3	Type 4	Type 5
Témoin	65	2	0	0	0
Irradié 5 000 r	20	4	3 + 1 (1)	1	1

(1) Chimère sectoriale.

Les coupes pratiquées dans les feuilles du type 1 au niveau des secteurs plus clairs montrent que la moitié inférieure du tissu lacuneux et une ou deux couches les plus internes du tissu palissadique sont dépourvues de chloroplastes (fig. 1B). La situation de ces secteurs clairs et la position interne des couches cellulaires incolores permet de conclure qu'il s'agit d'une déficience chlorophyllienne limitée à la zone histogénique la plus interne, généralement dénommée L III (DERMEN, 1951).

Les feuilles du type 2 sont formées de couches cellulaires pourvues de chloroplastes sur toute leur épaisseur et sont donc semblables aux feuilles du *MM 112* normal. Cette constitution correspond à la variété diploïde pure obtenue par Charlotte PRATT (1960).

Le type 3 provient d'un apex reconstitué totalement à partir des couches profondes blanches. La viabilité de ce type ne dépasse pas une année. Il correspond aux rameaux verts de *Williams* obtenus par DOMMERGUES (1960) à partir du mutant anthocyané *Max Red Bartlett*. D'après le tableau 1, ce type est aussi fréquent que le type 2.

Les feuilles du type 4 présentent une disposition des parties vertes inverse du mutant de départ, puisque c'est la zone centrale qui est verte et la plus grande partie du limbe périphérique qui est *albina* (fig. 3A). Les coupes pratiquées au niveau de la nervure centrale confirment que la moitié interne du tissu lacuneux est verte ainsi qu'une ou deux couches palissadiques les plus profondes (fig. 3C). Parfois, dans les parties les plus claires d'aspect bleuté, seule la moitié interne du tissu lacuneux est verte (fig 3D). On se trouve en présence d'une représentation colorée des diverses contributions possibles de la L III dans la formation du limbe au niveau de la nervure centrale. Il apparaît par ailleurs que la contribution de la L III dans le mutant du type 4 est plus importante que dans le mutant d'origine du type 1. Cette constatation peut s'expliquer par une vigueur moindre des tissus non chlorophylliens. En effet, les feuilles du type 4 sont plus petites que les feuilles normales et les couches palissadiques dépourvues de chloroplastes sont toujours moins hautes que les couches palissadiques chlorophylliennes.

Pour le matériel utilisé par Charlotte PRATT, ce modèle de restauration correspondrait au type 4-4-2-2. Il n'a pas été mentionné par cet auteur, mais HURTER (1961) a obtenu exceptionnellement, en traitant des pépins à la colchicine, un semis de structure voisine du modèle 2-4-2-2.

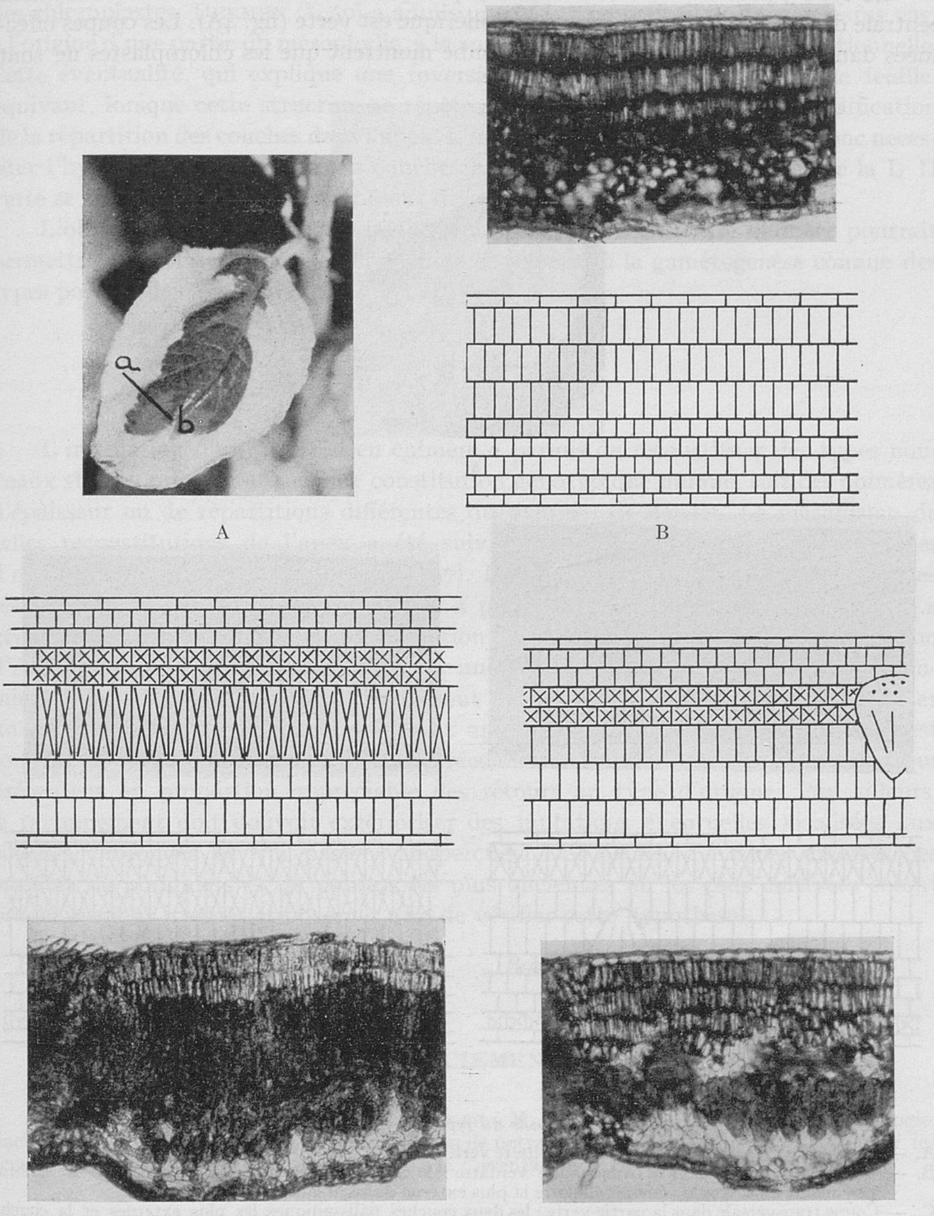


FIG. 3. — *Aspect de la feuille du type 4 et coupe transversale selon* ab.

A. — Feuille bicolore vert clair ou vert bleuté de part et d'autre de la nervure centrale et *albina* sur le pourtour.

B. — Coupe transversale de la partie *albina* : aucune couche n'a de chloroplastes.

C. — Coupe transversale dans la partie vert clair. Les deux premières couches palissadiques et la moitié inférieure du tissu lacuneux sont incolores.

D. — Coupe transversale dans la partie vert bleuté : seule la moitié la plus interne du tissu lacuneux est chlorophyllienne.

Le type 5 présente une extension à la presque totalité du limbe de la coloration centrale du type 1. Seule une frange périphérique est verte (fig. 4A). Les coupes effectuées dans la partie jaune verdâtre du limbe montrent que les chloroplastes ne sont

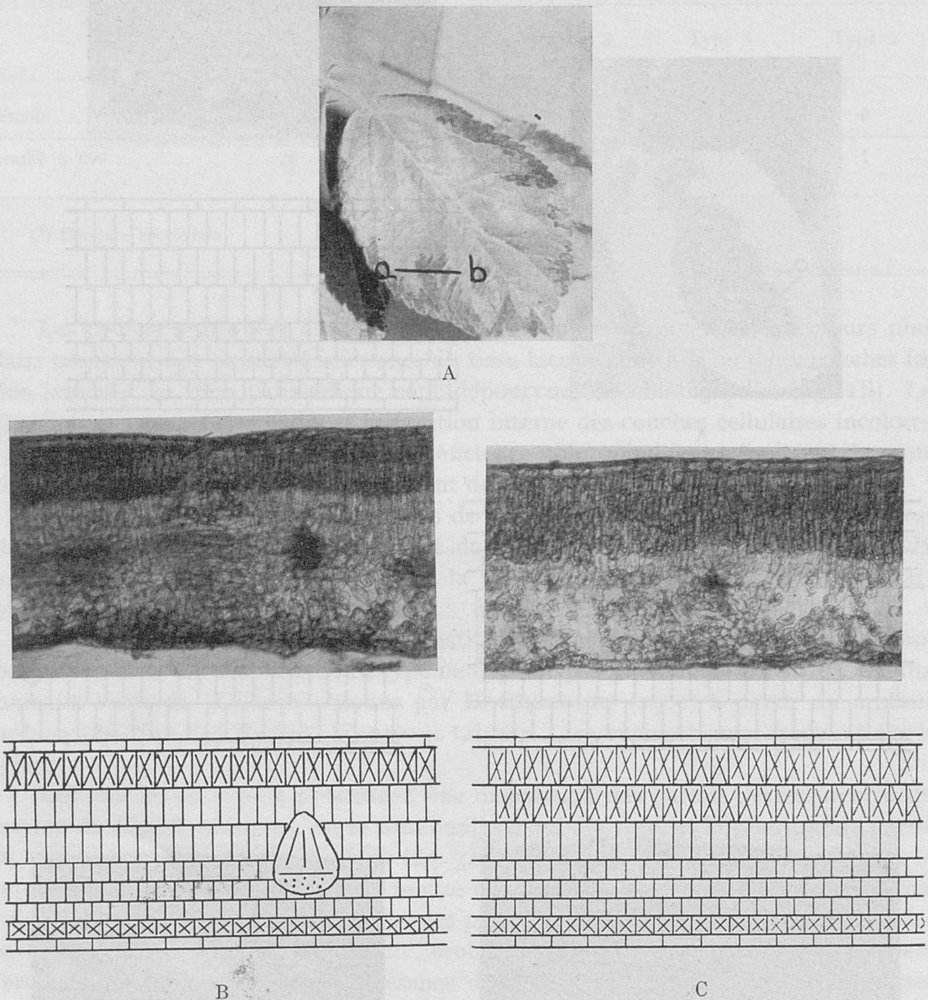


FIG. 4. — *Aspect de la feuille du type 5 et coupe transversale selon* ab

A. — Feuille bicolore jaune verdâtre avec un liseré vert.
B. — Coupe transversale dans la partie jaune verdâtre : la couche palissadique la plus externe est chlorophyllienne ainsi que la couche cellulaire la plus externe du tissu lacuneux.
C. — Coupe transversale dans la partie verte : les deux couches palissadiques les plus externes et la couche cellulaire la plus externe du tissu lacuneux sont chlorophylliennes.

présents que dans la couche palissadique externe et sur une mince épaisseur de tissu lacuneux (fig. 4B). La partie verte possède en plus une couche palissadique chlorophyllienne (fig. 4C).

Cette structure rappelle celle du type 1 mais avec une extension très marquée de la zone plus claire sur une aire attribuée normalement à la L II. La couche L I

de ce mutant, jugée au niveau des stomates, est génétiquement capable d'élaborer des chloroplastes. DERMEN (1950) a admis que la L I pouvait être, dans certains cas, à l'origine d'une partie du mésophylle, à la suite d'une division péricline exceptionnelle. Cette éventualité, qui explique une inversion de panachure limitée à une feuille, équivaut, lorsque cette structure se répète sur tout un rameau, à une modification de la répartition des couches dans l'apex. L'interprétation du type 5 parait donc nécessiter l'hypothèse de plus de trois couches histogéniques, la participation de la L II verte se trouvant réduite au détriment des couches profondes blanches.

L'observation des descendants en autofécondation de cette chimère pourrait permettre de préciser cette constitution en se référant à la gamétogenèse connue des types polyploïdes 2-2-4-4 (BLASER W. H., 1950).

CONCLUSION

L'irradiation d'un matériel en chimère a permis de reconstituer des types nouveaux stables présentant soit une constitution génotypique unique, soit des chimères d'épaisseur ou de répartitions différentes du matériel de départ. Le mécanisme de telles reconstitutions de l'apex a été suivi cytologiquement sur des méristèmes d'œillets par SAGAWA et MELQUIST (1957). Il paraît résulter d'une cicatrisation des lésions provoquées par le rayonnement à partir des couches voisines intactes. La généralisation de cet effet de redistribution des couches a été vérifiée à la Station d'Angers et à la Station de Versailles sur une dizaine de variétés panachées de pommiers et de poiriers. Ce mode d'action peut être d'une grande utilité pour stabiliser un mutant économiquement intéressant apparu dans des couches externes. C'est souvent le cas de mutations plus colorées, actuellement dans le commerce, qui présentent en proportion appréciable des retours au type d'origine. Par ailleurs, le rayonnement doit pouvoir extérioriser des mutations éventuelles localisées aux couches profondes et qui passent inaperçues. Des clones d'origines diverses des variétés de pommiers et de poiriers les plus anciennes ou les plus cultivées seront prochainement irradiés et observés afin de vérifier cette hypothèse.

Reçu pour publication en décembre 1962.

REMERCIEMENTS

Nos remerciements iront tout particulièrement à M. PEREAU-LEROY (Département de Biologie, Saclay) qui a bien voulu se charger de l'irradiation de notre matériel et à M. DOMMERGUES pour les remarques constructives qu'il a apportées dans la présentation de ce travail.

SUMMARY

THE EFFECT OF GAMMA RAYS ON A CHIMERA OF APPLE

A chlorophyll deficiency appeared in the deeper layers of an apple tree, has been observed in a stool-bed of the *MM 112* rootstock. This chimerical mutant has been irradiated with gamma rays at a dose of 5 000 roentgens. The following year, white or green homogeneous shoots has been observed,

the last ones being quite similar to the normal *MM 112*. In others cases, a new repartition between green and white tissues was observed, giving rise to two new chimeras. In regards with DERMEN'S histogenics layers hypotheses, one of this chimera could be of the type white-white-green, while the other, more complicated, could be of the type green-green-white-white.

This action pattern of irradiation may allow to thicken and stabilize practical useful ectochimeras and also to isolate possible mutations appeared in the deeper layers of the most widely grown varieties.

ZUSAMMENFASSUNG

WIRKUNG DER IONISIERENDEN STRAHLEN AUF EINE APFELBAUM-CHIMÄRE

An einem Unterlagenklon von EM 112 wurde ein Chlorophylldefekt beobachtet, von dem die tieferen Lagen betroffen weren. Diese Chimären-Mutante wurde sodann mit Gammastrahlen zu 5 000 Röntgen bestrahlt. Im folgenden Jahre konnte man homogene albina Zweige sowie homogene grüne Zweige bemerken, welche der normalen EM 112 wieder herstellten. In anderen Fällen führte eine weitere Verteilung der grünen und der weissen Zellengewebe zu zwei neuen Chimären-Typen. Der von DERMEN gemachten Voraussetzung histogenesischer Lagen zufolge wäre eine dieser Chimaren von Typus weiss-weiss-grün und die mehr komplexe andere vom Typus grün-grün-weiss-weiss.

Diese Wirkungsweise der Bestrahlung kann es ermöglichen, wirtschaftlichlohnende Ektochimaren zu verdicken und zu stabilisieren, sowie bei den meist gezüchteten Obst-Arten etwaige in den tiefen Lagen vorkommende Mutationen auszuprägen.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BLASER W. H., EINSET J., 1950. Flower structure in periclinal chimeras of apple. *Amer. J. Bot.*, **37**, 297-304.

DERMEN H., 1947. Histogenesis of some bud sports and variegations. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **50**, 51-73.

DERMEN H., 1948. Chimerical apple sports and their propagation through adventitious bud. *J. Hered.*, **39**. 235-242.

DERMEN H., 1950. Pattern reversal in variegated plants. *J. Hered.*, **41**, 324-328.

DERMEN H., 1951. Ontogeny of tissues in stem and leaf of cytochimeral apples. *Amer. J. Bot.*, **38**, 753-761.

DERMEN H., 1953. Pattern of tetraploidy in the flower and fruit of a cytochimeral apple. *J. Hered.*, **44**, 30-39.

DERMEN H., 1960. Nature of plant sports. *Amer. Hort. Mag.*, **39**, 123-173.

DOMMERGUES P., 1961. Action des rayons gamma sur les bourgeons de la variété *Max Red Bartlett*. *Ann. Amélior. Plantes*, **11**, 349-356.

DOMMERGUES P., 1962. Mutagenèse expérimentale. *Ann. Amélior. Plantes*, **12**, 67-78.

DOMMERGUES P., 1962. Action des rayonnements sur les plantes à multiplication végétative. *Quinzaine des sciences nucléaires de Montpellier*, mars 1962 (sous presse).

GARNER R. J., KEEP E., 1954. A sport in the apple rootstock *Malling XIII*. *Ann. Rep. East. Malling, Res. Sta. for* 1953, 121-122.

HURTER N., 1961. Some unique cyto-chimeral apple seedlings. *S. Afr. J. agric. Sci.*, **4**, 273-274.

NYBOM N., 1961. The use of induced mutations for the improvment of vegetatively propagated plants. *Mutation and plant breeding, NAS-NRC 891*, 252-294.

PRATT C., 1960. Changes in structure of a periclinal chromosomal chimera of apple following X irradiation. *Nature*, **186**, 255-256.

PRATT C., 1961. Recovery from X-ray damage of shoots of a diploid apple variety and its 2-2-4-4 chimera. *Amer. J. Bot.*, **48**, 536 (abstract).

SAGAWA Y., MEHLQUIST G. A., 1957. The mechanism responsible for some X-ray induced changes in flower color of the carnation, *Dianthus caryophyllus*. *Amer. J. Bot.*, **44**, 396-403.

Ann. Amélior. Plantes, 1963, **13** (2), 141-148.

NOTES TECHNIQUES

UN NOUVEL INDICATEUR DE VIROSES DU TYPE RING SPOT : LE *PRUNUS KANSUENSIS*.

C. MARÉNAUD,

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Ouest, Pont de la Maye (Gironde).

De nombreuses maladies à virus des arbres fruitiers ont été découvertes et les méthodes de détection ont considérablement progressé ces dernières années.

Parmi les maladies les plus répandues et les mieux étudiées, on trouve celles du type Ring Spot (1). Identifiée pour la première fois par WALLEAU dans le Kentucky en 1932, puis par THOMAS et ROWLIN en Californie et, enfin, en 1941 par COCHRAN et HUTCHINS, celle maladie est pratiquement répandue aujourd'hui dans le monde entier ; les dégâts qu'elle provoque sont plus graves sur Cerisier que sur Pêcher mais elle atteint, outre la totalité du genre *Prunus*, les espèces suivantes : *Malus*, *Rosa*, *Cucumis*, *Lycopersicum*, *Nicotiana*...

Cette maladie est caractérisée par l'apparition d'anneaux, de points, de taches chlorotiques sur le limbe foliaire, de chancres nécrotiques sur les rameaux et parfois autour des bourgeons ; ces symptômes sur rameaux peuvent être confondus avec les dégâts provoqués par les bactéries du type *Pseudomonas syringae*. La croissance est diminuée et, durant, l'été, il se produit une chute de feuilles plus ou moins importante.

Le Ring Spot est le type même de la maladie insidieuse, grave au stade pépinière : elle paraît par la suite avoir peu d'incidence sur la végétation ; cependant, elle joue toujours un rôle néfaste, réduisant la croissance de l'arbre.

Le Ring Spot possède des caractères qui lui sont propres. En effet, c'est la seule maladie à virus connue chez les arbres fruitiers pour sa possibilité de transmission par semis, qui peut atteindre 60 p. 100 ; ceci explique sa large diffusion : la transmission est même possible par le pollen,

Il se trouve souvent associé à un autre virus, et dans ce cas il est particulièrement dangereux. Ainsi, la maladie de Pfeffingen serait un complexe viral Rosette — Ring Spot, d'après CANOVA.

(1) Necrotic Ring Spot = Peach Ring Spot.

Nous avons montré récemment, à la Station de Recherches d'Arboriculture fruitière de la Grande-Ferrade, que l'affection virale (appelée couramment « Maladie du *Damas* ») qui atteint le porte-greffe de multiplication clonale, le *Damas*, est dans de nombreux cas une association de Line Pattern et de Ring Spot.

Le Ring Spot est latent sur certaines espèces, c'est-à-dire qu'il n'extériorise aucun symptôme sur *P. armeniaca* et *P. Marianna*; il en donne très peu sur *P. domestica* ; nous avons pu en effet le mettre en évidence chez des Pruniers du type *Reine Claude* qui ne montraient aucune réaction morphologique, mais seulement une vigueur et une production plus faibles.

Les indicateurs (c'est-à-dire les plants hypersensibles qui réagissent fortement à l'inoculation du Ring Spot) sont nombreux. Il existe en particulier un indicateur spécifique du Ring Spot, la variété *Shirofungen* de *P. serrulata*. La réaction à l'inoculation se traduit par des gommoses, des nécroses, et même la destruction des rameaux.

Réactions du Prunus kansuensis

Les semis de *Prunus kansuensis* (1) et ceux de plusieurs autres *Prunus* du sous-genre des Amygdalées ont été comparés, en tant qu'indicateurs, au semis de divers types de Pêcher, en particulier à la lignée G. F. 305. Les comparaisons ont été réalisées par l'étude des modifications des courbes de croissance des indicateurs, suivant une technique mise au point à la Station de Recherches d'Arboriculture fruitière de la Grande-Ferrade. Elles ont permis d'observer, toutes choses égales par ailleurs, une réduction de la croissance, révélant une infection virale de la plante sur laquelle l'écusson index a été prélevé.

Plusieurs essais d'inoculation ont d'abord été réalisés avec cette espèce et n'ont pas donné de résultats plus intéressants que ceux obtenus avec le Pêcher. La première transmission de Ring Spot du Cerisier effectuée en mai 1961 sur des semis très réguliers de *P. kansuensis* a provoqué la mort de 3 plants sur 8, les autres paraissant normaux. Dans un second essai, entrepris en mars 1962, l'étude de l'incidence de la maladie sur la croissance du plant après inoculation d'une souche de Ring Spot du Cerisier ne donne aucun résultat intéressant sur *P. kansuensis*. Alors que la croissance de *P. persica*, lignée G. F. 305, est réduite de 25 p. 100, celle du *P. kansuensis*, souche 1490, — n'est diminuée que de 7 p. 100 par rapport au témoin ce dernier écart n'est d'ailleurs pas statistiquement significatif.

Dans un autre essai commencé en janvier 1962, nous avons entrepris l'étude des réactions de *P. kansuensis* à quelques types de viroses répandues dans le sud-ouest de la France. Les maladies suivantes ont été testées :

(1) Le *Prunus kansuensis* est originaire de la Chine, plus exactement de la région de Sianfou. En France il nous a été fourni aimablement par M. Rémy, Directeur de l'École d'Horticulture d'Écully (Rhône). Il se présente comme un petit arbre plus buissonnant que le Pêcher, les feuilles sont plus petites et plus étroites, les dentelures du bord du limbe plus découpées ; le bois des rameaux est légèrement argenté, ceux-ci ont d'autre part tendance à émettre de nombreux anticipés.

Les fleurs sont petites et blanches ; cette espèce, très florifère, est particulièrement sensible au froid sur les jeunes fruits.

Les fruits sont petits, très acides, astringents ; le noyau est logé dans une large cavité.

Le *Prunus kansuensis* a été utilisé comme géniteur par Meader et Blake à la Station américaine de New-Brunswick, dans le New Jersey, et essayé comme porte-greffe dans des conditions très particulières (teneur élevée en chlorure de sodium) par la Station de Recherches d'Arboriculture fruitière de la Grande-Ferrade.



FIG 1. — *Réaction morphologique d'un* P. kansuensis *inoculé par le Ring Spot* (*Souche du Cerisier, clone V* 284)

Ring Spot du Cerisier	Origine,	variété *Vernon*, clone 284.
	id.	variété *Marmotte* clone V. 99.
Bark Split du Prunier	id.	variété *Prune d'ente*, clone P. 863. 1
Maladie du *Damas*	id.	Pêcher B_5 greffé sur Prunier.
	id.	*Damas de Clermont-Ferrand*.

Dans cet essai, les réactions morphologiques sur le feuillage de *P. kansuensis* sont apparues sous forme d'anneaux diffus et de distorsions du limbe en mars 1962, avec le Ring Spot V. 284 et V. 99 et la maladie du *Damas* B_5 (fig. 1). Aucune réaction n'est obtenue avec le Bark Split P. 863-1 ; le grattage sous l'écusson des index V. 284, V. 99, B_5, laisse apparaître une zone brune caractéristique épousant parfaitement la forme de l'écusson et allant jusqu'à la moelle de la tige (fig. 2 et 3).

Sous l'écusson des plants témoins sains et des plants indexés avec le Bark Split, aucune nécrose de ce genre n'est observée. Ces premières constatations montrent que *P. kansuensis* paraît être un indicateur intéressant des maladies du type Ring Spot ; il était donc nécessaire de le comparer à l'indicateur spécifique du type Ring Spot, *P. serrulata*, variété *Shirofungen*, multiplié végétativement.

Dans ce but, avec un nouvel essai, nous avons cherché :

1. à vérifier la sensibilité du *P. kansuensis* à différents types de maladies du type Ring Spot (Ring Spot typique, Tatter Leaf, Jaunisse du Cerisier acide) ;
2. à comparer les réactions du *P. kansuensis* et du *Shirofungen*.

Dans la première partie de cet essai, 11 variétés de Cerisier, connues pour être atteintes de différentes souches de Ring Spot, ont été testées sur *P. kansuensis* (tableau 1).

TABLEAU I

Décompte des semis de P. kansuensis *S. 1490 et des plants de* Shirofungen *ayant donné une réaction nécrotique locale nette.*

N° du clone variétal	Nom de la variété de Cerisier	Type de maladie	Décompte obt. sur le nb. de sem. de *P. kansuensis*	Décompte obt. sur le nb. de pl. de *Shirofungen*
V. 104	*Early Rivers*	Ring Spot	2/6	
V. 159	*Dikke Koon*	Ring Spot	4/5	
V. 284	*Vernon*	Ring Spot	4/5	
V. 552	*Ronald's Heart*	Ring Spot	3/6	
V. 566	*Abbesse d'Oignies*	Ring Spot	5/5	1/2
V. 631	*Di Vignola*	Ring Spot	5/5	
V. 345	*Müc de Kebergi*	Tatter Leaf	4/6	
V. 656	*Bigarreau de Mai*	Tatter Leaf	4/6	2/2
V. 501	*Belle de Franconville*	Jaunisse (Yellow)	0/5	
V. 701	*Lubka*	Yellow	1/6	
V. 719	*Montearly*	Yellow	3/5	0/2

Le tableau 1 montre que la réaction nécrotique locale n'est généralement pas obtenue sur tous les plants testés que et la proportion de ceux qui réagissent varie avec les types de maladies.



FIG. 2. — *Réaction nécrotique spécifique sous écorce, obtenue à partir d'une infection par la Jaunisse du Cerisier acide (V 719) sur* P. kansuensis ; *S.* 1490
— en haut : sous un écusson *inoculum* malade,
— sous un écusson témoin sain.



FIG. 3. — *Réaction nécrotique spécifique sous écorce, obtenue à partir d'une infection par le Tatter Leaf du Cerisier* (*V* 656) *sur* P. kansuensis, *S.* 1490
— en haut : sous un écusson témoin sain,
— en bas : sous un écusson *inoculum* malade.

En moyenne, les « Jaunisses » semblent moins bien réagir que les « Ring Spot » typiques ou les « Tatter Leaf » ; cependant, il faut noter que dans cet essai le matériel infectieux était issu de rameaux conservés en chambre froide pendant l'hiver. Toutefois, les contaminations par le « Ring Spot » V. 631 qui ont provoqué une réaction généralisée sur tous les plants, provenaient d'inoculations réalisées avec des écussons herbacés. Cette dernière observation, confirmée par d'autres essais, indique que la réaction nécrotique locale sur semis de *P. kansuensis* est beaucoup plus régulière lorsque l'inoculation est réalisée en cours de végétation sur des semis jeunes avec du matériel infectieux herbacé.

Dans la deuxième partie de l'essai, la comparaison plus systématique de l'indicateur *Shirofungen* et de *P. kansuensis*, S. 1490, a été réalisée avec différentes maladies assez voisines d'aspect (court-noué, fendillement de l'écorce...) provenant de différents vergers de Pêcher greffés sur le porte-greffe *Damas de Toulouse* (celui-ci étant multiplié depuis fort longtemps par marcottage et drageonnage).

Le tableau 2 montre d'une façon générale la similitude des résultats obtenus avec les deux indicateurs.

TABLEAU 2

Comparaison des réactions nécrotiques locales obtenues sur P. kansuensis *et* Shirofungen *pour différentes maladies isolées à partir de cultures de pêchers greffés sur* Damas de Toulouse

Maladie et source d'inoculation Différents pêchers sur *Damas* (court noué — tronc fendillés)	Décompte des plants réagissant positivement sur *P. kansuensis*	Décompte des plants réagissant positivement sur *Shirofungen*
B_5 : Vallée de la Garonne	3/3	3/3
Terr. Vallée Dordogne Ring Spot	non testé	2/3
Damas : Centre de la France	3/3	3/3
Beau : Vallée du Rhône	0/3	0/3
War : Vallée du Rhône	1/3	0/3
Témoin : Pêcher G. F. 305 (D_2 06)	0/3	0/3

Ces résultats montrent par ailleurs que dans les affections appelées communément « Maladie du *Damas* », il existe au moins deux groupes :

— un groupe Ring Spot, de virulence variable,. souvent associé à un Line Pattern,

— un autre groupe, généralement plus virulent, qui n'a pu être rattaché jusqu'ici à aucune maladie décrite.

En conclusion, nous avons montré que le semis du *P. kansuensis* S. 1490, réagissait nettement au Ring Spot, en particulier par une zone nécrotique locale, sous l'écusson *inoculum*, rappelant celle observée sur *P. serrulata*, variété *Shirofungen*.

Contrairement au *Shirofungen*, il réagit également, quoique d'une façon moins généralisée, à la Jaunisse du Cerisier acide.

Le *P. kansuensis* présente un certain intérêt, car il se multiplie par voie sexuée et peut être inoculé 3 à 4 mois après le semis, alors que le *Shirofungen* demande 3 ans pour être utilisé.

Le *P. kansuensis*, de ce fait, a moins de chances de véhiculer des viroses latentes, comme c'est le cas précisément du *Shirofungen* (Little Cherry). Son principal inconvénient réside dans le fait que la production des semences nécessite un milieu nettement continental (besoin de froid hivernal et floraison très précoce).

Cet indicateur commence à être utilisé d'une façon extensive à la Station de Recherches d'Arboriculture fruitière de la Grande-Ferrade.

Reçu pour publication en janvier 1963.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANONYME, 1951. Virus diseases and other disorders with viruslike symptoms of stone fruit in North America. *U. S. Dept. Agric., Agric. Handbook.* 10.

BERNHARD R., MARENAUD C., 1962. Une méthode plus sensible d'indexage sur Pêcher, Utilisation d'un index sélectionné : étude des variations de sa courbe de croissance. *Fifth European Symp. on fruit trees virus diseases,* Bologne (à paraître).

MEADER E. M., BLAKE M. A., 1938. Some plant characteristics of the progeny of *Prunus persica* and *Prunus kansuensis* crosses. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **36**, 287-291.

REEVES E. L., CHENEY P. W., 1962. Flowering cherries as symptomaless hosts of Little Cherry virus. *Fifth European Symp. on fruit trees virus diseases,* Bologne (à paraître).

RICHARDS B. L., COCHRAN L. C. Peach Ring Spot. — in « Virus and viruslike disease » of stone fruit in Utah. *Utah. State Agric. Coll. Bul.*, 384.

Ann. Amélior. Plantes, 1963, **13** (2), 149-157.

LE CONTRÔLE PAR INDEXAGE DE L'ÉTAT SANITAIRE DES SÉLECTIONS DE VARIÉTÉS ET DE PORTE-GREFFES D'ARBRES FRUITIERS À LA STATION DE RECHERCHES D'ARBORICULTURE FRUITIÈRE DE LA GRANDE-FERRADE

C. MARÉNAUD

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Ouest, Pont-de-la-Maye (Gironde)

L'introduction en France de nouvelles variétés fruitières, l'établissement de vergers dans des milieux moins favorables nécessitent notamment l'utilisation de porte-greffes multipliés végétativement ; les concentrations importantes d'arbres fruitiers favorisant la diffusion des maladies par des vecteurs sont autant de facteurs qui ont permis l'extension des viroses.

Depuis une vingtaine d'années aux États-Unis et une dizaine d'années en Europe, l'étude des maladies à virus des arbres fruitiers a considérablement progressé. Les chercheurs ont en particulier mis au point des méthodes de détection biologique qui permettent d'effectuer une sélection sanitaire des variétés fruitières et de leurs porte-greffes.

Le développement de ces techniques de détection permet actuellement d'éliminer de nombreuses souches variétales malades et de propager et faire multiplier non seulement des variétés et porte-greffes authentiques, mais aussi des types indemnes d'affections virales connues.

L'étude de ces maladies n'est pas le but de nos travaux, mais les problèmes de sélection nous obligent à tenir compte de ces affections et, dès 1959, un programme systématique d'indexage des clones (porte-greffes ou variétés fruitières) était établi.

But de l'indexage

L'indexage a pour but de mettre en évidence d'une manière nette et le plus rapidement possible les symptômes caractéristiques d'une ou de plusieurs affections virales.

Afin de rendre ces symptômes plus évidents, les spécialistes recherchent des

plantes hypersensibles aux viroses qui sont appelées plantes indicatrices. Elles réagissent souvent d'une façon violente, alors que certaines variétés fruitières et surtout des porte-greffes n'extériorisent pas l'infection (qui est alors latente).

Les réactions des indicateurs sont nombreuses et très différentes les unes des autres suivant les maladies.

Les réactions morphologiques peuvent se manifester sur le feuillage : ce sont

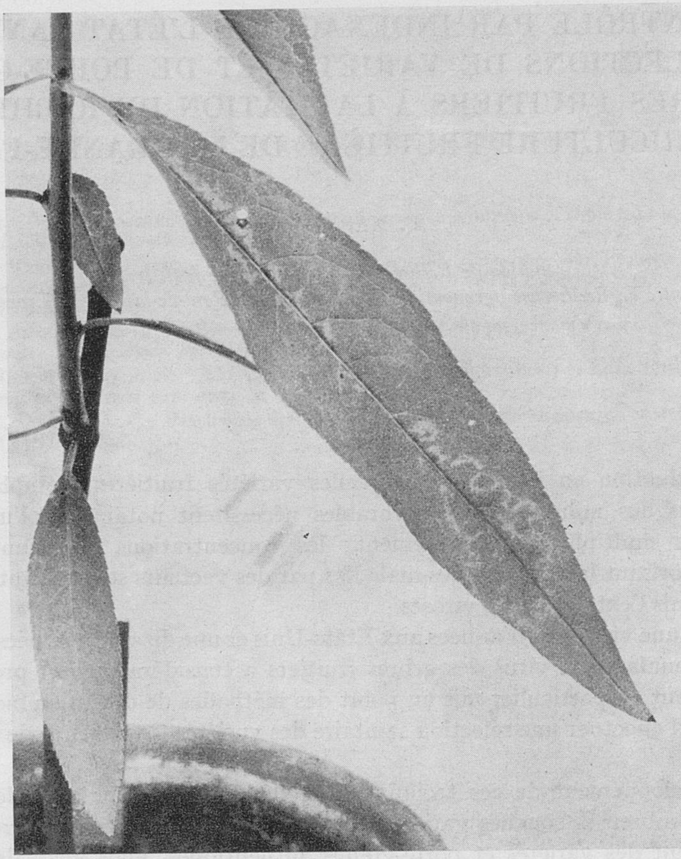


FIG. 1. — *Réaction morphologique sur Pêcher F. G. 305 avec l'enroulement chlorotique du Prunier Japonais*

le plus souvent des altérations chromatiques (fig. 1), des taches nécrotiques (fig. 1 *bis*), ou des déformations, distorsions et même parfois des néoformations (développement de tissus anormaux).

Sur le rameau, on peut observer des chancres nécrotiques, des fentes de l'écorce, la mort des méristèmes (fig. 2).

A côté des ces symptômes morphologiques, les viroses peuvent provoquer des modifications dans la physiologie des plantes indicatrices : retard ou avance de floraison et de foliation, réduction très nette de la croissance provoquant un « tassement » marqué des entre-nœuds (fig. 3).

L'infection des plantes indicatrices est réalisée par différentes techniques qui s'apparentent au greffage (soudure d'un lambeau d'écorce, d'un écusson, d'un fragment de rameau).

Les travaux réalisés à la Station de Recherches d'Arboriculture fruitière de la Grande-Ferrade sur les porte-greffes du Pêcher ont permis d'obtenir plusieurs lignées présentant une homogénéité maximum des caractéristiques individuelles de chaque plant, tant au point de vue morphologique que physiologique. L'emploi comme indicateur, d'une de ces lignées (lignée G. F. 305-1) permet de mettre en évidence l'importance de ces réactions physiologiques.



FIG. 1 *bis*. — *Réaction morphologique sur Cerisier F 12-1 du Necrotic Ring Spot du Cerisier (3 souches de virulence différente). A droite, le témoin*

La technique utilisée avec les semis de Pêcher G. F. 305 est simple ; elle consiste à placer sur l'indicateur 2 ou 3 écussons du clone à tester. Pour éliminer le plus possible les variations dues au milieu, la disposition adoptée est celle des couples : un plant indexé, un témoin alterné sur la ligne avec 10 répétitions. Les plaies provoquées par l'indexage sont les mêmes chez le plant témoin et chez le plant indexé.

Si la variété à tester est d'une espèce différente de celle de l'indicateur, les plants témoins sont alors indexés avec un clone reconnu sain de l'espèce à laquelle appartient la souche à tester. Par la suite, et après rabattage de tous les plants, des courbes de croissance sont établies sur la moyenne des dix indicateurs indexés et des indicateurs témoins.

La comparaison des courbes de croissance de l'indicateur témoin et de l'indicateur indexé permet de vérifier l'état sanitaire de la variété testée. Si celle-ci est

saine, les courbes de croissance des témoins et des plants indexés sont très voisines l'une de l'autre ou se confondent ; dans le cas contraire, les courbes de croissance sont nettement différentes et donnent une idée exacte de l'incidence de la maladie sur la croissance de l'indicateur, celle-ci n'étant pas forcément en relation directe avec la gravité de la maladie sur la variété à contrôler.



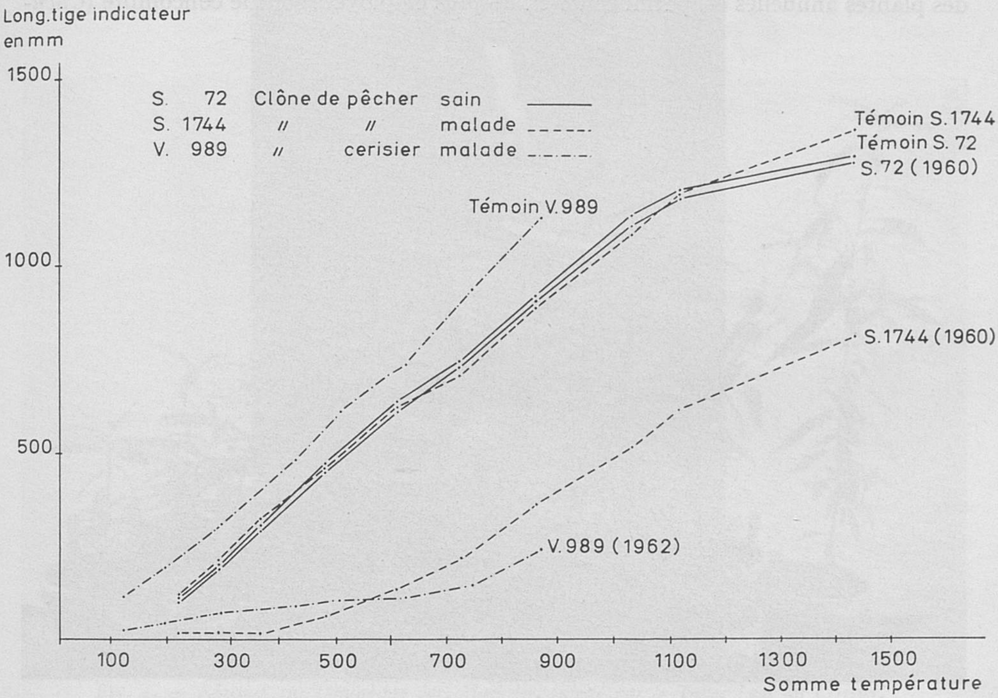
FIG. 2. — *Réaction sur Pêcher indicateur G. F. 305 du Ring Spot. On notera la nécrose de la tige et la mortalité de l'extrémité*

Cette comparaison des rythmes de croissance peut faire l'objet d'une analyse statistique.

Lorsque l'indexage est réalisé à l'extérieur, en pépinière, cette méthode d'étude des variations du rythme de croissance permet d'éliminer les doutes subsistant lorsque les réactions morphologiques sont peu nettes ou difficiles à observer, par suite d'attaque de parasites (*Oïdium, Coccomyces,* Criblures bactériennes).

Le graphique 1 montre trois couples de courbes de croissance de l'indicateur G. F. 305, obtenues avec un Pêcher sain, S. 72, un Pêcher malade, S. 1744, un Cerisier malade, V. 989.

En serre, grâce aux conditions de milieu rigoureusement identiques (substrat, lumière, température), l'étude des courbes de croissance sur les indicateurs homogènes permet de mettre en évidence des modifications plus faibles de la courbe de croissance. La méthode devient alors plus précise.



Indicateurs utilisés

A l'heure actuelle, aucun indicateur n'est entièrement polyvalent vis-à-vis des différentes maladies et l'emploi de plusieurs indicateurs pour l'indexage d'un seul plant fruitier est nécessaire.

Par contre, certains indicateurs sont considérés comme spécifiques d'une maladie ; tel est le cas par exemple de *P. serrulata*, var. *Shirofungen* pour le Necrotic Ring Spot, de *Cambridge Gage* pour le Bark Split.

Les essais systématiques que nous avons réalisés depuis trois ans ont mis en évidence une certaine polyvalence du semis de Pêcher G. F. 305 ; sur 15 maladies inoculées, seul le Mottle Leaf du Cerisier ne nous a donné aucune réaction morphologique ou physiologique.

Les indicateurs généralement employés pour le genre *Prunus* présentent cependant plusieurs inconvénients :

1°) Leurs réactions sont souvent longues à enregistrer : 3 à 4 ans pour le Bark Split du Prunier sur l'indicateur *Cambridge Gage.*

2°) Ils nécessitent l'entretien de pépinières importantes : ainsi, en 1961, pour tester 20 clones de Pêcher, 500 indicateurs G. F. 305 ont été nécessaires.

3°) Les indicateurs sont souvent porteurs de virus latents. De récents travaux américains ont montré que les indicateurs du Ring Spot, le *Shirofungen* et le *Kwanzan,* étaient infectés par le virus du Little Cherry.

Pour éviter des nombreux inconvénients, des chercheurs américains ont utilisé des plantes annuelles et, parmi celles-ci, les plus employées sont le concombre (*Cucu-*



FIG. 3. — *Réaction sur Pêcher indicateur G. F. 305 du Tatter Leaf du Cerisier. A gauche, un plant témoin. On notera la réduction de la hauteur des pousses, conséquence d'une diminution des entre-nœuds*

mis sativum) (fig. 4), le melon d'eau (*Citrullus vulgaris*), les Chénopodiacées (*Chenopodium amaranticolor, alba, quinoa*), les Solanées (*Nicotinia, Petunia*) (fig. 5).

L'utilisation de ces indicateurs nous a permis de constater la rapidité des réactions. Toutefois, la fidélité de celles-ci est parfois sujet à caution, aussi leur emploi est-il limité et ne remplace en aucun cas les tests effectués sur plantes pérennes.

Les indicateurs utilisés à la Station de Recherches d'Arboriculture fruitière de la Grande-Ferrade sont ceux qui ont été proposés au cours des différents colloques sur l'étude des maladies à virus des arbres fruitiers en Europe.

Nous avons seulement remplacé le semis de Pêcher var. *Elberta* par celui de la lignée 305, et ajouté le *P. kansuensis,* type 1490, qui donne une bonne réaction avec le Ring Spot.

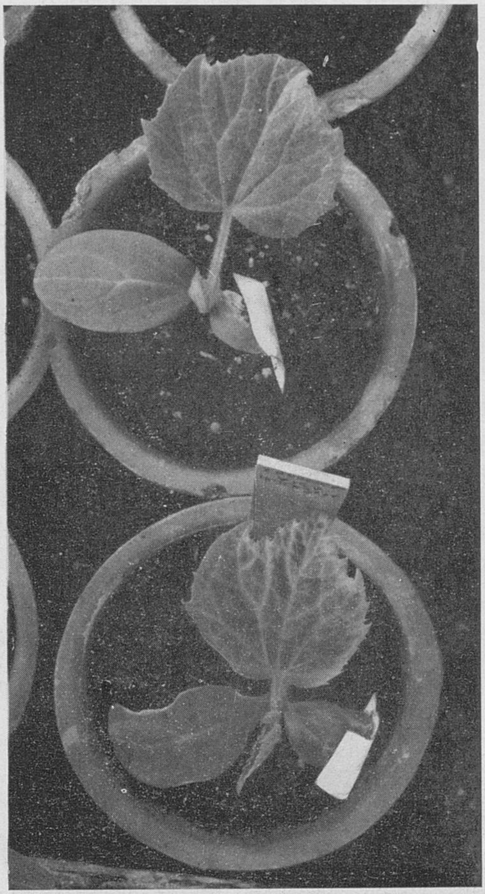


FIG. 4. — *Réaction sur Concombre var. Marketer, infecté par le Tatter Leaf du Cerisier. En haut, le témoin*

Indicateurs utilisés pour le Cerisier

Espèces	Variétés	Principaux virus détectés
P. persica	Lignée G. 2. S. 305 — 1 « G. F. 305 »	Virus latent.
P. serrulata	*Shirofungen*	Ring Spot.
P. avium	*Bing*	Rasp Leaf.
P. avium	*Napoléon*	Rasp Leaf.
P. avium	Clone F. 12 — 1	Rugose Mosaic, Rusty Mottle Leaf Roll.
P. cerasus	*Montmorency*	Jaunisse — Yellow Green Mottle.
P. kansuensis	Clone S. 1490	Ring Spot — Jaunisse.
P. avium	*Van*	Little Cherry.



FIG. 5. — *Réaction du Pétunia, var. Pink Royal, infecté avec le dépérissement de l'Abricotier. A remarquer l'état de fasciation de la tige*

Indicateurs utilisés pour le Pêcher

Espèces	Variétés	Principaux virus détectés
P. persica	Lignée G. 2. S. 305 — 1 « G. F. 305 »	Ring Spot, Line Pattern, Dark Green Sunken Mottle et virus latent.
P. serrulata	*Shirofungen*	Ring Spot.
P. kansuensis	Clone S. 1490	Ring Spot.

Indicateurs utilisés pour le Prunier

Espèces	Variétés	Principaux virus détectés
P. persica........................	Lignée « G. F. 305 »	Pattern Dark Green Mottle, Ring Spot.
P. domestica......................	*Cambridge Gage*	Bark Split.
P. domestica......................	*Italian* ou *Lombard*	Prune Dwarf.
P. insititia......................	*Krikon*	Prune Dwarf, Line Pattern.
P. salicina......................	*Becky Smith*	Plum Fruit Crinkle, False Crinkle.
P. serrulata......................	*Shirofungen*	Ring Spot.
P. kansuensis......................	Clone S. 1490	Ring Spot.

Depuis 1959, 80 clones de Pêcher, 70 clones de Cerisier, 30 clones de Prunier, 40 clones de porte-greffes ont été indexés ou sont encore en observation.

Le nombre de plants malades est très variable selon les espèces mais d'ores et déjà, l'espèce Cerisier se montre très atteinte. En effet, sur les 70 clones testés, 4 seulement se sont révélés sans affection virale grave. Ces résultats démontrent tout l'intérêt de la sélection sanitaire et laissent prévoir les difficultés importantes auxquelles va se heurter la sélection du Cerisier.

Chez le Pêcher, le taux des clones atteints est beaucoup moins élevé puisque 10 seulement sur 80 ont été trouvés malades. La détection des viroses a permis d'éliminer des variétés très touchées dont la croissance était diminuée dans une proportion de 50 p. 100.

Chez le Prunier, les résultats sont moins rapides. Toutefois, le contrôle sanitaire de la population *Reine-Claude* a permis d'expliquer les variations observées sur la croissance et la productivité à l'intérieur de celle-ci.

L'indexage des porte-greffes prend une importance toute particulière quand on connaît la gravité des viroses de certains d'entre eux multipliés végétativement, en particulier le *Damas* et les rejets de *Reine-Claude*. Neuf parmi ceux-ci ont été éliminés et plusieurs sont encore en observation.

Sur Abricotier, les premiers indexages ont commencé en 1962 mais déjà le nombre de clones reconnus malades est très élevé.

Le bilan de ces résultats peut paraître lourd, il n'est pourtant que le reflet de l'état sanitaire des variétés fruitières à noyau cultivées en France.

Chaque pépiniériste, chaque arboriculteur, doit se soucier de cet état de faits et s'entourer d'un maximum de précautions afin d'obtenir des plants sains.

Reçu pour publication en janvier 1963.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

GILMER R. M., BRASE K. D., PARKER K. G., 1957. Control of virus diseases of stone fruit nursery trees in New York. *New York State Agric. Exp. Stat., Bull.* 779.

BERNHARD R., MARÉNAUD C., 1962. Une méthode plus sensible d'indexage sur Pêcher. Utilisation d'un index sélectionné. Étude des variations de sa courbe de croissance. *Fifth European Symp. on fruit trees diseases,* Bologne (à paraître).

REEVES E. L., CHENEY P. W., 1962. Flowering cherries as symptomless host of Little Cherry virus. *Fifth European Symp. on fruit trees virus diseases,* Bologne (à paraître).

Ann. Amélior. Plantes, 1963, **13** (2), 159-165.

INFORMATIONS

LE CATALOGUE DES VARIÉTÉS DE POMMES DE TERRE APRÈS LA PARUTION DU DÉCRET DU 22 JANVIER 1960

P. PÉRENNEC

Station d'Amélioration de la Pomme de terre, Landerneau (Finistère)

Le décret du 22 janvier 1960, abrogeant celui du 16 novembre 1932, a institué un nouveau catalogue des espèces et variétés cultivées qui a pour objet de fixer, pour les espèces qu'il mentionne, la liste limitative des variétés ou des types variétaux dont les semences et plants peuvent être commercialisés en France. Ce catalogue peut comporter en outre une liste spéciale de variétés dont les semences et plants peuvent être multipliés en France en vue de leur exportation.

L'inscription d'une variété est prononcée par Arrêté du Ministre de l'Agriculture, sur proposition du Comité technique permanent de la Sélection des plantes cultivées. Les propositions sont faites, compte tenu des résultats expérimentaux obtenus dans diverses stations de l'Institut national de la Recherche agronomique. L'inscription est valable 10 ans. Elle peut être renouvelée par périodes successives de 5 ans, à la demande de l'obtenteur et sur proposition du Comité technique permanent de la Sélection.

En ce qui concerne la Pomme de terre, les modalités d'application de ce décret ont été proposées à Monsieur le Ministre de l'Agriculture par la Section compétente du Comité technique permanent de la Sélection, et ont été homologuées par divers arrêtés.

I. Rubriques spéciales

Les variétés figurant à l'ancien catalogue institué par le décret du 16 novembre 1932, ainsi que celles proposées à l'inscription le 9 novembre 1960 sont inscrites provisoirement à une rubrique spéciale pendant une période qui a été fixée à 5 ans (Arrêtés du 23 février et du 12 septembre 1961),

Conformément aux dispositions de l'article I du décret du 22 janvier 1960, il a été institué au catalogue des espèces et variétés de plantes cultivées, une liste spéciale de variétés de Pomme de terre dont les plants peuvent être multipliés en France en vue de l'exportation.

L'inscription sur cette liste est faite sur proposition du Comité technique permanent de la Sélection (Arrêté du 12 septembre 1961, J. O. du 24 septembre 1961).

II. Formalités a accomplir en vue d'une demande d'inscription au catalogue

Les demandes d'inscription, conformes au modèle donné dans le tableau 1, doivent être adressées au Président du Comité technique permanent de la Sélection, C. N. R. A., Route de Saint-Cyr, Versailles (S.-et-O.).

Elles doivent être accompagnées du versement des droits d'inscription affectés aux dépenses d'expérimentation et suivies de la fourniture de plants dans les conditions et délais prévus dans le tableau 2.

TABLEAU 1

MODÈLE DE DEMANDE D'INSCRIPTION AU CATALOGUE D'UNE VARIÉTÉ DE POMME DE TERRE

(A fournir en deux exemplaires)

Questionnaire :

— Nom du demandeur :
— Adresse postale — gare :
— Nom de l'obtenteur :
— Adresse :
— Nom proposé pour la variété :
— Mode d'obtention :
— S'il y a hybridation, indiquer les géniteurs :
— Par quels caractères morphologiques ou physiologiques la nouveauté se distingue-t-elle ?
— Caractères du tubercule :
 Forme :
 Peau (couleur) :
 Chair (couleur) :
 Yeux (enfoncés ou superficiels, couleur) :
 Germe (couleur, grosseur, pilosité) :
 Divers :
— Appareil végétatif :
 Taille :
 Port :
 Tige :
 Feuillage :
— Fleurs et fruits :
 Floraison (date relative et abondance des fleurs) :
 Couleur et dimension des fleurs :
 Fruits (présence ou non) :
— Stolons :
— Caractères physiologiques :
 Précocité :
 Résistance aux maladies :
 Galle verruqueuse
 Mildiou
 Maladies à virus
 Gale commune
 Maladies diverses
 Exigences
 Utilisation : consommation
 féculière
 (barrer la mention inutile)

Date et signature :

Les demandes doivent être adressées à : Monsieur le Président du Comité technique permanent de la Sélection, C. N. R. A., Route de Saint-Cyr, Versailles (S.-et-O.).

TABLEAU 2

Formalités a accomplir en vue d'une demande d'inscription au catalogue d'une variété de pomme de terre

Date limite de réception des demandes et du paiement des droits d'inscription : 1er novembre.

Date limite de réception des échantillons : 1er janvier.

Quantité de plants à fournir :

	1re année	2e année
Station d'Amélioration des Plantes de Versailles	50 kgs	150 kgs
Station d'Amélioration de la Pomme de terre de Landerneau	150 kgs	50 kgs

Les *envois* doivent être effectués en port *payé*.

Les échantillons de plants devront satisfaire aux calibres suivants :

— Variétés longues (type BELLE DE FONTENAY) 32-38 mm.
— Variétés oblongues (type BINTJE) 35-45 mm.
— Variétés rondes (type ACKERSEGEN) 40-50 mm.

Ces plants devront, à la réception :

— être indemnes de galle verruqueuse, de gale poudreuse, de nématodes et de dégâts de teignes.
— ne pas être atteints dans une proportion supérieure à 5 p. 100 de fusariose, de mildiou et autres pourritures.
— ne pas présenter plus de 5 p. 100 de tubercules ayant subi des attaques graves de taupin.
— ne pas présenter de tubercules gravement atteints de gale commune.
— être propres, exempts de terre et autres matières inertes, et être présentés dans des emballages, sacs ou caisses, neufs.

Les échantillons non conformes ne seront pas agréés.

En ce cas, si les droits ont été versés, l'expérimentation de la variété sera reportée à l'année suivante, sous réserve de fourniture de nouveaux échantillons de plants conformes.

III. Règlement technique d'examen des nouvelles variétés

Un règlement technique fixe les modalités et conditions, suivant lesquelles les variétés de Pommes de terre présentées à l'examen du Comité technique permanent de la Sélection, en vue de l'inscription au Catalogue, doivent être expérimentées (Arrêté du 23 mai 1961, J. O. du 24 septembre 1961).

L'expérimentation conduite par l'Institut national de la Recherche agronomique porte au moins sur deux années.

Une attention particulière est portée, en plus du caractère de nouveauté, à l'état sanitaire de la variété. Les plants fournis par les obtenteurs doivent satisfaire à certaines normes qui, pour la première année d'expérimentation, correspondent sensiblement à celles exigées actuellement en France pour les plants de classe A. La demande d'inscription d'une variété dont les échantillons ne répondent pas à ces normes n'est pas prise en considération. Son obtenteur conserve cependant la possibilité de présenter une nouvelle demande.

Pour déterminer la valeur agronomique de la variété, un certain nombre de caractères sont pris en considération : rendement, aspect des tubercules (forme et enfoncement des yeux), qualité gustative, résistance au Mildiou, à la Gale commune et à la Galle verruqueuse pour les variétés de consommation, rendement en fécule, teneur en fécule, aptitude à la conservation, précocité, résistance au Mildiou et à la Galle verruqueuse pour les variétés féculières. Chaque caractère est noté de 0 à 10, suivant une échelle établie à partir de témoins de référence dont les caractéristiques sont connues. Chaque note est affectée d'un coefficient plus ou moins élevé suivant l'importance agrono-

mique ou économique du caractère considéré. Elle est éliminatoire lorsqu'elle n'atteint pas un seuil limite fixé pour chaque caractère.

Des bonifications sont prévues pour d'autres caractères, telles la précocité de tubérisation, la résistance à diverses maladies (y compris les maladies à virus) autres que celles faisant l'objet d'une notation chiffrée, ainsi que des pénalités pour des défauts notables, tels un calibrage défectueux, une trop grande sensibilité au Mildiou du tubercule, à la Fusariose, à la Gale argentée, etc.

La cotation est établie en faisant la somme des diverses notes obtenues affectées de leur coefficient respectif et en ajoutant ou en retranchant, le cas échéant, les bonifications et les pénalités.

L'inscription de la variété est proposée si elle n'a reçu aucune note éliminatoire et si son total de points rapporté à 100 atteint ou excède le seuil d'acceptation fixé à :

— 53 points pour les variétés de consommation,

— 54 points pour les variétés féculières.

Les variétés figurant à la rubrique provisoire ne sont pas soumises aux dispositions qui précèdent. Leur inscription au catalogue se fera sur proposition du Comité technique permanent de la Sélection après étude de leur importance en culture ou de leur valeur agronomique, par une commission qui sera désignée à cet effet. Cette mesure a été prise pour éviter la radiation de certaines variétés très cultivées en France mais qui ont le défaut d'être sensibles à la Galle verruqueuse.

Liste des variétés de pommes de terre inscrites à la rubrique provisoire du catalogue

A. *Consommation à chair ferme*

Variétés	Obtenteurs	Groupes de calibres (1)
Aura	VILMORIN-ANDRIEUX S. A. (France)	I
Belle de Fontenay	Vieille variété française	I
Belle de Locronon	Éts SOLANUM (France)	I
B. F. 15	I. N. R. A. (France)	I
Perle Rose	Éts SOLANUM (France)	I
Ratte	Origine inconnue	I
Rosa	Vieille variété française	I
Roseval	Fédération des Syndicats bretons de Producteurs de Semences de Pommes de Terre (France)	I
Sieglinde	BÖHM (Allemagne)	II
Stella	H. DEMESMAY (France)	I
Viola	RAGIS (Allemagne)	II

(1) Calibres autorisés dans la commercialisation des plants de pommes de terre.

Groupe I	25 — 32 mm 32 — 38 mm 38 — 45 mm	Groupe III	32 — 40 mm 40 — 50 mm 50 — 60 mm
Groupe II	28 — 35 mm 35 — 45 mm 45 — 55 mm	Groupe IV	35 — 55 mm 55 — 70 mm

B. Consommation

Variétés	Obtenteurs	Groupes de calibres (1)
Ackersegen	BÖHM(Allemagne fédérale)	III
Alpha	DORST (Pays-Bas)	III
Arka	KÖNST (Pays-bas)	II
Arran Banner	MACKELVIE (Angleterre)	IV
Aryo	MALMONTE (France)	II
Asoka	N. R. DOORNBOS (Pays-Bas)	II
Bea	Z. P. C. (Pays-Bas)	II
Bintje	DE VRIES (Pays-Bas)	II
Bona	VEREINIGTE SAATZUCHTEN (Allemagne fédérale)	III
Carla	M. RADDATZ (Allemagne fédérale)	II
Claudia	Éts CLAUSE (France)	II
Climax	H. BRUST (Pays-Bas)	II
Daroli	J. BERTHELEME, Coopérative de Lennon (France)	II
Delos	VON KAMEKE (Allemagne fédérale)	III
Diva	J. BERTHELEME, Coopérativede Lennon (France)	II
Early Rose	BRESEE (U. S. A.)	II
Eersteling	W. SIM (Angleterre)	II
Étoile du Léon	Vieille variété française	II
Farfadette	Éts SOLANUM (France)	II
Fin de Siècle	FINDLAY (Angleterre)	II
Flaminia	VILMORIN-ANDRIEUX S. A. (France)	II
Furore	DORST (Pays-Bas)	II
Ideaal	G. VEENHUIZEN (Pays-Bas)	II
Industrie	MODROW (Pologne)	III
Institut de Beauvais	Vieille variété française	IV
Kenta	Société d'Études et de Recherches pour la Sélection des Plants de Pommes de Terre (France)	II
Kérébel	VILMORIN-ANDRIEUX S. A. (France)	II
Kerpondy.	HAURAY et DEMESMAY (France)	II
Krasava	Société SATIVA (Tchécoslovaquie)	III
Lori	VON MOREAU (Allemagne fédérale)	II
Mador	J. BERTHELEME, Coopérative de Lennon (France)	II
Mireille	I. N. R. A. (France)	II
Morgane	I. N. R. A. (France)	II
Nova	Éts Gilbert FAYOL (France)	II
Ostara	OFFEREINS (Pays-Bas)	II
Primabel	J. BERTHELEME, Coopérative de Lennon (France)	II
Primura	MULDER (Pays-Bas)	II
Régale	VILMORIN-ANDRIEUX S. A. (France)	II
Roode Eersteling	BRANDSMA (Pays-Bas)	II
Royal Kidney	FINDLAY (Angleterre)	II
Saskia	DORST (Pays-Bas)	II
Saucisse	Vieille variété française	II
Sirtema	DORST (Pays-Bas)	III
Solanum	SOLANUM (France)	IV
Urgenta	DORST (Pays-Bas)	II
Voran	RADDATZ (Allemagne fédérale)	II
Wigro	WILHEMINA-POLDER (Pays-Bas)	III

(1) Calibres autorisés dans la commercialisation des plants de pommes de terre.

Groupe I	25 — 32 mm	Groupe III	32 — 40 mm
	32 — 38 mm		40 — 50 mm
	38 — 45 mm		50 — 60 mm
Groupe II	28 — 35 mm	Groupe IV	35 — 55 mm
	35 — 45 mm		55 — 70 mm
	45 — 55 mm		

C. Féculière

Variétés	Obtenteurs	Groupes de calibres (1)
Ambassadeur.................	VEENKOLONIALE BOERENBOND (Pays-Bas)	III
Dekama......................	FRIESE MIJ VAN LANDBOUW (Pays-Bas)	III
Fécula	BÖRGER (Allemagne fédérale)	III
Kenavo......................	SOLANUM (France)	III
Kotnov	Station de Slapy (Tchécoslovaquie)	III
Maritta	VON ZWEHL (Allemagne fédérale)	III
Panther	VON MOREAU (Allemagne fédérale)	III
Ostbote......................	RADDATZ (Allemagne fédérale)	III
Ultimus......................	VEENHUIZEN (Pays-Bas)	II
Voran........................	RADDATZ (Allemagne fédérale)	II

LISTE SPÉCIALE DES VARIÉTÉS DONT LES PLANTS PEUVENT ÊTRE MULTIPLIÉS EN FRANCE EN VUE DE LEUR EXPORTATION

Variétés	Obtenteurs	Groupes de calibres
Avenir......................	I. H. BIERMA (Pays-Bas)	II
Sientje......................	SNEEUW (Pays-Bas)	II

LISTE DES VARIÉTÉS INSCRITES AU CATALOGUE DES VARIÉTÉS DE POMMES DE TERRE (MISE A JOUR JANVIER 1963)

A. *Consommation à chair ferme*

Variété	Obtenteur	Groupe de calibres	Année de l'inscription
Valdor............	LEVIEIL, Coopérative de Lennon (France)	II	1962

(1) Calibres autorisés dans la commercialisation des plants de pommes de terre.

Groupe I	25 — 32 mm	Groupe III	32 — 40 mm
	32 — 38 mm		40 — 50 mm
	38 — 45 mm		50 — 60 mm
Groupe II	28 — 35 mm	Groupe IV	35 — 55 mm
	35 — 45 mm		55 — 70 mm
	45 — 55 mm		

B. *Consommation*

Variété	Obtenteur	Groupe de calibres	Année de l'inscription
Kerné.............	J. BERTHELEME, Coopérative de Lennon (France)	II	1961

C. *Féculière*

Variété	Obtenteur	Groupe de calibres	Année de l'inscription
Flora..............	INSTYTUT HODOWLI I. AKLIMATYZACJI ROSLIN (Pologne)	III	1962

Ann. Amélior. Plantes, 1963, **13** (2), 167-172.

CONFÉRENCE EUROPÉENNE DES HERBAGES DE MONTAGNE, SUISSE, 1962

RAPPORT DE MISSION

M. KERGUELEN

Laboratoire de Recherches sur les Plantes fourragères,
Rouen (Seine-Maritime)

La Conférence européenne sur les herbages de montagne s'est tenue en Suisse du 25 juin au 2 juillet 1962, selon le programme suivant :

— Communications des rapports des sections les 25-26 et 27 juin à Chur (Coire) — Grisons.

— Excursion principale du 27 au 30 juin.

— Excursion complémentaire dans le Valais du 30 juin au 2 juillet (problèmes posés en montagnes sèches).

La délégation de l'Institut national de la Recherche agronomique était constituée par MM. PICARD, HEDIN et KERGUELEN auxquels s'était joint M. R. DESROCHES (G. N. I. S. Fourrager) représentant plus spécialement l'Association française pour la Production fourragère.

Parmi les délégations étrangères les plus nombreuses, mettons en tête la délégation allemande présidée par le Dr KLAPP et la délégation britannique conduite par le Dr W. DAVIES et le Dr GARDNER, respectivement directeur honoraire et directeur de la « British Grassland Society ».

Parmi les pays représentés, citons également l'Autriche, l'Italie, l'Espagne, la Yougoslavie, la Finlande, la Suède, la Norvège et la Pologne.

ORGANISATION DU CONGRÈS — IMPRESSIONS GÉNÉRALES

Les communications étaient réparties en quatre sections :

1) *Écologie — Phytosociologie — Classification des herbages*

Communications des Drs KLAPP, SPEIDEL, MOTT et HUNDT (Allemagne), SCHECHTER et WAGNER (Autriche), MONTSERRAT (Espagne).

2) *Fertilisation — Exploitation*

Communications des Drs BRUNNER, ZÜRN, ARENS (Allemagne), HUNTER (Grande-Bretagne) LAINE (Finlande) et HAUSSMANN (Italie).

3) *Aspects régionaux*

Communications des Drs HUNTER et EADIE (Grande-Bretagne), ORSI (Italie), NOWAK (Pologne), HEDIN et KERGUELEN (France).

4) *Rénovation des prairies — Prairies temporaires*

Communications des Drs DAVIES et JONES, HUGUES, HUNT, COPEMAN (Grande-Bretagne).

Dans l'organisation de cette conférence, il nous a paru évident que les groupes de langue allemande et de langue anglaise se séparaient totalement : le premier dans les sections 1 et 2, l'autre dans les sections 3 et surtout 4.

Nous ne saurions dire si cette séparation résultait de la différence d'Écoles entre les Allemands « naturistes et phytosociologues » défenseurs de la prairie naturelle et les Anglais (suivis par les Français, Scandinaves et Italiens), ou si la séparation était souhaitée pour raisons de commodité pour les interprètes.

Toujours est-il qu'aucun échange d'idées entre ces deux groupes de pensée différente n'a pu pratiquement se réaliser : en particulier la réunion du groupe 4 (prairies temporaires) qui rassemblait tous les anglais avait lieu en même temps que la réunion du groupe 1 (phytosociologie) groupant tous les congressistes de pensée allemande.

Quoi qu'il en soit, peu d'idées nouvelles sont à mettre à l'actif de cette conférence, mise à part la communication des Drs W. DAVIES et L. JONES.

COMMUNICATIONS FAITES AU COURS DE LA CONFÉRENCE

Section « *Rénovation des prairies — Prairies temporaires* »

Les Drs DAVIES et L. JONES, suivis du Dr G. J. F. COPEMAN ont fait part de leurs expériences en matière de réengazonnement sans labour.

Le Dr COPEMAN recommande la destruction superficielle du gazon, retardant le réenvahissement de la flore naturelle, suivi du semis, avec épandange de chaux et d'engrais et si nécessaire de traitements désherbants sélectifs.

Pour la fumure d'entretien, l'engrais peut être épandu par avion ; enfin l'auteur recommande l'inoculation du trèfle blanc semé avec enrobage de chaux.

Les Drs W. DAVIES et L. JONES font part des premières expériences sur la rénovation et le ressemis des herbages par l'utilisation du « Paraquat », désherbant total lorsqu'il est employé à forte dose. Sa rémanence très faible ou nulle autorise le ressemis immédiatement après le traitement.

Le « paraquat » est un produit voisin du « diquat » (dibromure de 1,1′ éthylène-2,2′ dipyridylium) quant à ses propriétés d'herbicide total de contact (à fortes doses).

A doses plus faibles ce produit est sélectif et détruit par exemple *Poa annua*, *Poa trivialis*, tandis que *Holcus lanatus*, *Molinia caerulea*, *Dactylis glomerata*, *Phlaeum pratense*, *Festuca pratensis* et les légumineuses. résistent

Le désherbant, par son action sélective, permet une amélioration rapide de la flore d'herbages naturels, amélioration supérieure, peu de temps après le traitement, à celle observée après de nombreuses années de rotation avec fertilisation intensive, ce que les auteurs montrent dans le tableau suivant.

Amélioration par rotation (10 ans) et fertilisation

	1952	1961
	—	—
Bonnes graminées (Dactyle)	2	25
Mauvaises graminées (Agrostis)	37	53
Trèfle blanc	1	14
Divers (mauvaises herbes)	60	8

Amélioration par utilisation du « Paraquat »

	Témoin (%)	Traitement 2-4 D en juin 1959 + Paraquat en 1960
	—	—
Ray-grass anglais	6	20
Agrostis stolonifère	17	4
Dactyle	18	57
Pâturin commun	31	6
Graminées diverses	5	6 pas de Houque
Trèfle blanc	0	1
Espèces diverses	23	7

R. HUGUES aborde la question de la sélection de variétés de graminées prairiales pour l'utilisation en régions d'altitude.

Le travail fait dans ce domaine en Grande-Bretagne a assez peu porté sur des caractères de grande résistance au froid.

Toutefois, dans les expérimentations en altitude, le Ray-grass anglais *S 23*, le Fléole diploïde *S 50* et surtout la Fétuque rouge *S 59* se sont très bien comportés (dans les conditions britanniques).

Le succès des réensemencements est lié à plusieurs conditions : minimum de fertilisation, limitation de la charge de bétail, traitements éventuels diminuant la pression de compétition de la végétation naturelle (dans une optique de grande pérennité des ressemis).

Enfin, I. V. HUNT met l'accent sur l'utilité de l'inoculation des graines de trèfle blanc semé : les graines inoculées, enrobées de chaux avec de faibles doses de molybdate de sodium donnent d'excellents résultats.

Section « Écologie — Phytosociologie — Classification des herbages »

Plusieurs communications faites dans le cadre de cette section débordaient en fait sur les sujets « Fertilisation » et « Aspects régionaux » : ainsi plusieurs orateurs ont-ils traité les problèmes de l'évolution de la flore sous l'influence des engrais, dans le cadre des prairies naturelles.

D'un aspect plus phytosociologique était la communication du Dr B. SPEIDEL sur les relations entre la nature des groupements végétaux et les rendements.

Les prairies à *Trisetum flavescens* (associations du *Trisetetum*) possèdent une amplitude écologique très grande et manifestent une gamme étendue de productions (1 à 8 T/ha de foin) : la distinction des « sous-associations » et « faciès » permet un meilleur classement et une meilleure prévision des capacités de rendement.

Le Dr HUNDT traite d'un sujet analogue.

Une des communications de cette section paraissait plus du ressort de la section « Aspect régionaux », celle du Dr P. MONTSERRAT sur les pâturages dans les Pyrénées espagnoles, simple description des principales associations végétales et de leurs potentialités de rendement.

D'autres communications étaient à mettre sous la rubrique « Phytosociologique dynamique » c'est-à-dire se rapportant à l'étude de l'évolution des peuplements végétaux sous l'influence des conditions d'exploitation et de fumure.

Nous ne signalerons rien de très nouveau dans la communication du Dr E. KLAPP de Bonn, sur les principes généraux de l'amélioration des herbages naturels en montagne : il s'agit tout simplement des conclusions découlant des essais de RENGEN, signalées depuis longtemps à travers les publica- de M. A. VOISIN notamment (Dynamique des Herbages).

Inutile donc de souligner les conseils évidents donnés au cours de cette communication :

— nécessité d'une fertilisation rationnelle ;

— nécessité du pâturage tournant.

Le Dr N. MOTT aborde également un sujet peu nouveau, l'influence du pH et de l'utilisation d'engrais acidifiants ou alcalinisants sur la flore des prairies naturelles.

Notons seulement une brève liste des espèces favorisées ou défavorisées par l'utilisation prolongée d'une fumure alcalinisante :

Espèce favorisées : *Alopecurus pratensis* (Vulpin), *Cynosurus cristatus* (Crételle), Dactyle, Fétuque des prés, Fléole, Pâturin des prés, Pâturin commun, Gesse des prés, Lotier des marais et Trèfle violet.

Espèce défavorisées : Flouve, Nard raide, Houque laineuse, Fétuque ovine, *Agrostis tenuis*, Trèfle hybride, *Achillea millefolium* et *Scorzonera humilis*.

Enfin les Dr G. SCHECHTER et H. WAGNER traitent d'un sujet important dans les régions de montagne : la destruction du Nard.

Ils concluent à la nécessité du chaulage et des fumures phosphatées, accompagnées ou non du labour avec ressemis.

Les essais de réengazonnement après labour, sans fertilisation ne donnent que des résultats très peu durables.

Section « Fertilisation — Exploitation »

Le Dr ARENS aborde le même sujet que le Dr E. KLAPP, à savoir les enseignements des essais de RENGEN quant à l'amélioration par la fumure des prairies naturelles improductives.

Le Dr HUNTER traite sensiblement le même sujet.

Les pâturages des montagnes du Northumberland et du nord du Yorkshire, très acides (pH moyen 3,9) et pauvres en acide phosphorique ont été nettement améliorés par les rapports de chaux et d'engrais phosphatés.

Le Dr F. ZÜRN expose l'action du chaulage sur le rendement des prairies.

Il constate une action faible ou nulle des chaulages pendant les 7 premières années, action qui devient positive ensuite, sauf si l'on utilise conjointement des fumures alcalinisantes (scories).

Au-dessus de pH6, les amendements calcaires ont une action dépressive et tant que le pH n'est pas inférieur à 5,5 ils sont inutiles.

La valeur du fumier pour l'amélioration des prairies est examinée par le Dr F. BRÜNNER qui donne quelques conclusions pratiques :

— Les petites quantités utilisées régulièrement montrent un taux d'efficacité plus élevé que les grosses quantités.

— Meilleure efficacité des fumiers à paille longue.

— L'action du fumier est comparable à celle des fumures minérales, mais elle dure davantage.

— Cette action semble due principalement aux éléments nutritifs plus qu'à un effet de couverture ou à l'apport de matières organiques.

Le Dr LAINE (Finlande) examine les problèmes posés par l'application échelonnée de la fumure azotée, sans d'ailleurs donner de conclusions bien nouvelles : l'utilisation rationnelle de l'azote permet de diminuer les variations saisonnières de la pousse de l'herbe, enfin l'action de l'azote est rapide et l'on peut apporter de fortes doses en une ou deux fois.

Le Dr G HAUSSMANN (Italie) aborde enfin la question de la mesure de la quantité d'herbe consommée dans les pâturages de montagne, sans donner d'ailleurs de précisions pratiquement utilisables.

Section « *Aspects régionaux* »

Résumons très brièvement les communications de cette section.

N. NOWAK (Pologne) donne un aperçu des conditions de l'élevage et des pâturages dans la région des Carpathes polonais.

S. ORSI (Italie) examine la production fourragère dans les Apennins et les moyens de l'améliorer

R. F. HUNTER et J. EADIE (Grande-Bretagne) relatent les essais mis en œuvre au sein de l'organisation pour l'amélioration des exploitations agricoles de montagne.

Ils s'élèvent contre l'arbitraire de la phytosociologie et de la classification en types et sous-types de végétation.

Ils relatent quelques observations curieuses : les écotypes de Trèfle blanc de montagne sont peu productifs et l'inoculation bactérienne de ces types absolument inefficace.

L. HEDIN et M. KERGUELEN présentent enfin une communication sur les prairies d'altitude de Haute-Auvergne.

IMPRESSIONS RECUEILLIES SUR L'AGRICULTURE SUISSE AU COURS DES EXCURSIONS

En matière de ressources fourragères, la *prairie naturelle* domine : son exploitation est souvent peu intensive.

Si le fumier, lisier et purin sont soigneusement recueillis et conservés, les engrais azotés minéraux sont, au contraire, peu utilisés, voire interdits dans certains Cantons — sous le prétexte de maintenir la « qualité de l'herbe » et la qualité des fromages.

Cette prairie naturelle reçoit au total et en moyenne une faible fumure minérale : une fertilisation N. P. K. 30-50-100 nous a été citée comme une exception.

A l'inverse, nous avons vu appliquer au stade des expérimentations (Arosa — Grisons, à plus de 2 000 m) des quantités élevées, visiblement sans grands effets réels sur des pelouses à *Nardus stricta*, d'utilisation sans doute plus rentable, dans la pratique, sur les alpages d'accès moins difficile.

Autre caractère frappant de l'élevage : l'orientation quasi exclusive vers la production de lait et de fromages.

C'est ainsi que l'élevage ovin est très rare, même en montagnes sèches qui s'y prêteraient bien (Valais) et que la viande est fournie principalement par les veaux et les vaches de réforme.

Le lait, payé très cher à la production (0,50 F le litre environ) et le fromage valorisent certainement mieux les fourrages que la production de viande, parfois ruineuse dans le cas des veaux de lait, ainsi que le notait le Dr GARDNER, président de la British Grassland Society, directeur de l'Université agricole de Cirencester, auquel l'on signalait que des veaux recevaient du lait entier durant toute leur croissance en hiver, alors que les vaches étaient nourries avec le foin récolté parfois à la faux et charrié à dos d'homme.

Nous avons pu voir quelques rares prairies temporaires : Ray-grass d'Italie dans la Plaine suisse (Neufchâtel — Zürich), Fléole avec Trèfle violet en altitude.

Un des grands objectifs de la sélection des variétés de plantes fourragères est certainement la résistance au froid, activement poussée pour le Ray-grass d'Italie et plus récemment pour le Dactyle à la Station de Recherches de Zürich-Oerlikon, sans parler des études beaucoup plus anciennes sur le Trèfle violet.

Si les gelées les plus sévères de cette dernière Station (—25°C environ) ne suffisent pas, il est possible d'éprouver les sélections au Domaine de la Frétaz, dépendant de la Station Fédérale d'Essais

Agricoles de Lausanne, où les froids de — 30° ne sont pas rares (en général avec couverture de neige).

Cette dernière Station est assez proche de la vallée de la Brévine, la « Sibérie suisse », où le froid peut descendre à — 41°C.

Dans ces régions d'altitude, les variétés d'origine nordique faisaient preuve d'une bonne résistance : variétés scandinaves de Trèfles violets, de Fléoles, de Fétuques des prés et quelques Dactyles.

Reçu pour publication en mars 1963

Le Directeur-Gérant : M. L. Cagnac

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 2-7-1963.

Dépôt légal : 3e trimestre 1963. N° d'impression : 796.

ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES

vol. 13 - 1963 - n° 3

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs et de l'Institut national de la Recherche agronomique.

Ann. Amélior. Plantes, 1963, **13**, (3), 175-219

DEUXIÈME CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU RIZ EN FRANCE. OBTENTION DE VARIÉTÉS NOUVELLES PAR HYBRIDATION ET MUTAGENÈSE INDUITE

R. MARIE (1)

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches agronomiques du Midi, Montpellier (Hérault)

SOMMAIRE

Une première contribution à l'étude du riz en France, parue dans les Annales de l'I. N. R. A. en 1955, a fait le point, à l'époque, des besoins de la riziculture en données culturales et en variétés nouvelles, et développé le programme d'amélioration entrepris à partir de 1948 en Rizière Expérimentale. Celle-ci a été établie par la Station d'Amélioration des Plantes de Montpellier, au Domaine Expérimental du Merle (2) près de Salon-de-Provence.

Le présent mémoire fait état de la nouvelle orientation des recherches en fonction de l'évolution des conditions économiques du pays, puis dresse le bilan des *introductions* de riz étrangers, de la *sélection d'hybrides*, de la *sélection de mutants induits.*

Quatre variétés créées par hybridation ont été inscrites au Catalogue officiel des Espèces et Variétés, et plusieurs nouveautés intéressantes ont été induites par des traitements mutagènes. Les méthodes et résultats obtenus sont présentés en détail et commentés.

GÉNÉRALITÉS

Il est nécessaire de rappeler brièvement le développement de la riziculture dans notre pays depuis 1942 afin de situer le mémoire qui va suivre par rapport à la première contribution.

Le tableau 1 met en relief l'essor considérable qui a été accompli dans la mise en valeur du delta du Rhône par la culture du riz.

En 1952, la récolte devenait capable de satisfaire les quatre cinquièmes des besoins français, besoins évalués à un total de l'ordre de 1 000 000 de quintaux de paddy par an. La production devenant excédentaire dès 1957, les dirigeants des

(1) Avec la collaboration technique de M. GRILLARD et sous la direction de MM. les professeurs L. ALABOUVETTE et A. COTTE.
(2) Domaine dirigé par M. I. DENOY.

professions intéressées se sont efforcés de faire encourager d'une part la consommation en Métropole par des techniques publicitaires éprouvées, et de rechercher d'autre part des débouchés commerciaux avantageux hors des frontières.

TABLEAU I

Évolution de la production rizicole dans le midi méditerranéen

Année	Superficie (ha)	Récolte (q)	Rendement cultural (q/ha)
1942	250	2 500	10
1943	500	5 000	10
1944	500	5 000	10
1945	750	13 000	17
1946	1 000	19 000	19
1947	2 000	30 000	15
1948	4 000	100 000	25
1949	8 100	240 000	30
1950	11 000	440 000	40
1951	20 000	650 000	33
1952	21 000	800 000	38
1953	19 500	650 000	33
1954	18 500	500 000	27
1955	20 000	800 000	40
1956	23 800	980 000	41
1957	27 800	1 040 000	37
1958	31 000	1 340 000	43
1959	32 500	1 200 000	37
1960	33 000	930 000	28
1961	33 500	1 258 000	38

Données fournies par le syndicat des riziculteurs de France (Arles).

Or si cette dernière solution paraît la meilleure dans un pays où le riz ne constitue pas la base de l'alimentation, les problèmes soulevés par l'exportation à un prix nettement plus faible que celui du marché intérieur ont rapidement limité l'extension de cette culture : plus de dix mille hectares sont en effet susceptibles d'être encore conquis à la riziculture. C'est ainsi qu'est apparue plus que jamais la nécessité de rechercher des prix de revient moins élevés, sans cependant négliger d'améliorer la qualité des récoltes.

Les premiers objectifs envisagés lors de la création de la rizière expérimentale de l'INRA en 1948 tenaient compte de cette évolution probable des conditions économiques : les praticiens disposaient en effet déjà d'une variété de riz à grain commun très productive (*Balilla*) et d'une variété à grain de luxe (R. B.) à rendement moyen et d'aptitudes culturales juste suffisantes. A défaut de mieux, ces deux riz d'origine italienne ont été maintenus chez nous, mais la rentabilité de leur cul-

ture tenait et tient de plus en plus à une amélioration de la régularité de rendement du premier, et de la productivité du second, pour ne citer que les caractères principaux (1).

Les croisements effectués dès 1949 visaient à l'obtention d'une série de variétés aptes à satisfaire au mieux un certain nombre d'exigences culturales, industrielles et commerciales ; en particulier des riz précoces, à grain allongé et de bonne tenue à la verse — pour supporter des rendements aussi élevés que possible — semblaient répondre aux premiers besoins.

Néanmoins le programme de sélection, entrepris pour dix ans au moins, s'est progressivement aligné sur la recherche d'hybrides se rapprochant de la variété idéale capable de produire au meilleur compte une récolte de qualité. Cette orientation, qui s'est traduite par la hausse continuelle du rendement moyen de la rizière expérimentale et corrélativement par la diminution des déchets culturaux (plantes mal mûries, stériles, versées, égrenées, etc.), s'est révélée judicieuse, bien que plus lourde à soutenir que la poursuite d'un seul objectif à la fois. Elle a permis en particulier de parer aux caprices du commerce et de la politique rizicole, oscillant entre encouragements aux grains longs puis aux grains courts, pour réclamer brusquement des riz demi-longs cristallins pour le Marché Commun. Nous avons pu accumuler de la sorte, à côté de plusieurs obtentions de bonne valeur agronomique, un bon nombre de géniteurs « d'approche » méritants. Ils proviennent de croisements dont les produits convergent dans leurs diverses aptitudes vers un type de riz sans défauts accusés, à rendement régulier, et parmi lesquels il est devenu de plus en plus difficile de pratiquer un choix heureux.

D'où la nécessité de rechercher de meilleurs critères, de perfectionner, par des études biométriques, les tests à appliquer à toute lignée candidate au lancement en culture. Les épreuves d'inscription au Catalogue Officiel des espèces et variétés, d'abord inexistantes, puis sommaires, ont dû être parallèlement révisées.

C'est cet ensemble de données actuelles sur les nouveautés de riz crées par la Station, sur l'étude de méthodes de travail plus efficaces et sur la diffusion des améliorations variétales, que nous nous proposons d'exposer et de commenter.

INTRODUCTION DE VARIÉTÉS

Avant de dresser le bilan de cette première voie d'obtention de nouveautés, qui précède la création d'*hybrides* et l'induction de *mutants*, nous examinerons succintement les besoins de la plante « riz » et les possibilités qu'offre à sa culture en France le climat du delta du Rhône.

1°) *Exigences de la plante*

Il est assez difficile de fixer les exigences du riz en matière de climat, tant sont variées les réponses des souches existant dans le monde, aussi bien aux agressions qu'aux faveurs d'un milieu cultural donné. Cependant on peut dire que pour être dans de bonnes conditions de végétation, le riz demande généralement :

— des températures de l'*eau* assez élevées en début de cycle : si l'on compare

(1) La perle crayeuse du blanchi de *Balilla* est actuellement considérée comme un défaut majeur pour la présentation commerciale dans le Marché Commun européen. Elle entraîne une forte dépréciation en Italie.

diverses campagnes observées à la Rizière Expérimentale entre 1948 et 1962, on peut admettre comme favorable à une bonne levée une eau à 16°C de moyenne journalière, dont le refroidissement nocturne n'entraîne pas le minimum au-dessous de 10°C. En outre, le réchauffement doit être rapide dès la deuxième semaine suivant le semis : les années à fort rendement correspondent le plus souvent à des départs rapides en végétation, les moyennes de température de l'eau dépassant très vite 20°C.

— des températures de l'*air* suffisantes en période de floraison pour que la fécondation soit parfaite; d'après une mise au point japonaise (TANAKA et WADA, 1955) les conditions sont optimales lorsque les maxima diurnes sont compris entre 27°,5 et 32°,5 et les minima entre 17°,5 et 22°,5;

— le moins possible de vents violents, tant lors de l'initiation florale et de la fécondation que pour la tenue à la verse.

— des durées du jour suffisamment courtes, condition sans laquelle la phase de reproduction est retardée de façon défavorable.

Parmi les cultures céréalières, le riz est susceptible de fournir une récolte particulièrement élevée avec bien entendu le degré de fertilité du terrain qu'implique une telle capacité. Nous passerons donc sur les exigences non climatiques, qui concernent des soins culturaux plus faciles à apporter que des modifications aux facteurs du climat. La présence de sel, soit dans le sol, soit dans l'eau d'irrigation, reste néanmoins toujours indésirable et d'une correction malaisée.

2°) *Notre climat moyen*

La zone rizicole méditerranéenne offre d'avril à octobre une période de cinq à six mois capable d'assurer, certaines années, — comme 1958 par exemple — une très bonne végétation du riz, avec des rendements records voisins des records mondiaux (43 q/ha en 1958). En moyenne, les conditions sont assez sévères, et certaines années sont nettement défavorables, au point que les prix taxés comportent des primes de calamité. Il est risqué de semer avant le début de mai, car les eaux d'irrigation sont en général encore trop froides.

Par contre, les semis tardifs retardent la floraison au-delà d'une période de sécurité allant du 20 juillet au 10 août. Tous les ans, à quelques rares exceptions près, on peut observer un refroidissement de l'air au cours du mois d'août ; ce phénomène est plus ou moins rapide et plus ou moins accusé, selon les campagnes. On peut indiquer comme ordre de grandeur, en établissant une moyenne sur quinze ans d'observations, une chute de 8° C en une semaine pour les températures maximales. Cet abaissement peut expliquer le degré de coulure des panicules, qu'on observe régulièrement chez le riz récolté dans la région méditerranéenne.

Exception faite pour les variétés précoces qui commencent à épier le 20 juillet, toutes les floraisons empiètent plus ou moins sur cette période critique. Le rendement final est, surtout pour les variétés tardives, en corrélation avec l'importance et la durée de ce refroidissement.

Nos conditions de milieu pourraient donc être qualifiées de « marginales » pour la culture du riz, si l'on ajoute que dès le début d'octobre, la maturation se fait mal ou ne se fait plus et que la longueur du jour au cours de la période de végétation ainsi délimitée, de mai à octobre, est toujours supérieure à celles que connaissent tous les grands pays producteurs de riz du Monde.

Seule l'exceptionnelle luminosité méditerranéenne, apportant par unité de surface une énergie relativement élevée par rapport à celle que reçoivent les pays à jours plus courts, constitue le meilleur atout de la riziculture en France, une fois la levée assurée, et assurée à temps.

Toutes ces caractéristiques ont été déterminantes pour l'étude du comportement des variétés introduites d'un grand nombre de pays étrangers et nous les avons examinées dans le but de mieux situer le problème de l'adaptation de variétés lointaines. Il sera de la sorte plus facile de comprendre pourquoi la majorité des riz mis à l'épreuve à la Rizière Expérimentale n'ont pas duré plus d'un an en collection.

3°) *Variétés importées et pays fournisseurs*

La liste des variétés figure en annexe de la présente publication. Nous citerons ici les pays par ordre alphabétique, en signalant qu'il n'a pas été possible dans tous les cas d'identifier le pays « natal » au pays fournisseur. Nos correspondants ne nous ayant pas, en effet, toujours éclairé sur la « nationalité » réelle de certaines variétés qu'ils nous ont procurées, on considérera dans la liste que les lignées non authentiques sont toutefois quelque peu adaptées au pays qui les possédait en collection.

1. Afrique équatoriale : 2 variétés ;
2. Argentine 8 variétés ;
3. Birmanie : 4 variétés ;
4. Brésil : 5 variétés ;
5. Bulgarie : 1 variété ;
6. Cambodge : 4 variétés ;
7. Chine : 2 variétés ;
8. Colombie : 17 variétés ;
9. Congo : 2 variétés ;
10. Corée : 2 variétés ;
11. Costa Rica 1 variété ;
12. Cuba : 2 variétés ;
13. Égypte : 8 variétés ;
14. Espagne 73 variétés ;
15. États-Unis d'Amérique : 24 variétés ;
16. Formose : 6 variétés ;
17. Grèce : 5 variétés ;
18. Guyane hollandaise : 15 variétés ;
19. Hongrie : 30 variétés ;
20. Inde : 16 variétés ;
21. Iran : 7 variétés ;
22. Italie : 103 variétés ;
23. Japon : 63 variétés ;
24. Madagascar : 46 variétés ;
25. Malaisie : 2 variétés ;
26. Niger : 5 variétés ;
27. Pakistan oriental : 16 variétés ;
28. Pérou : 9 variétés ;
29. Philippines : 12 variétés ;
30. Portugal : 12 variétés ;
31. République dominicaine : 2 variétés ;
32. Sénégal : 4 variétés ;
33. Sierra Leone : 4 variétés ;
34. Soudan : 1 variété ;
35. Thaïlande : 8 variétés ;
36. U. R. S. S. : 55 variétés ;
37. Viet-Nam : 10 variétés ;
38. Yougoslavie : 7 variétés.

Six autres pays nous ont également fourni des riz. Ce sont : l'Afrique du Sud, l'Australie, la Côte d'Ivoire, l'Indonésie et le Tchad. Il s'agit d'échantillons comprenant des *mélanges* de types de riz les plus divers, en provenance de zones tropicales et équatoriales. Leur culture pendant une année, en collection, suffit généralement pour mettre en évidence les génotypes très peu sensibles au changement de photopériode et, de ce fait, susceptibles de mûrir dans nos conditions de climat. Le choix de variétés de pays « chauds » ainsi préadaptées ne peut pas s'opérer dans les pays d'origine, et ces introductions massives en mélange nous ont permis de détecter à peu de frais quelques géniteurs intéressants. Il est possible de les identifier une fois isolés si nécessaire, et si le pays fournisseur les connaît à l'état pur.

En 1963, trois nouvelles provenances figurent au catalogue (ce qui porte le totale à 47): Hong-Kong, Népal et Roumanie.

Le nombre total de variétés étiquetées, introduites de 1948 à 1962 inclus est : 593.

4°) *Réaction des variétés introduites*

A part quelques exceptions, les riz introduits se comportent pour la levée comme les variétés italiennes qui ont inauguré la collection : dès les premiers jours de mai, des conditions thermiques favorables à la germination sont assurées. Seules quelques variétés venant de pays voisins de l'Océan Indien nous ont paru plus exigeantes en chaleur au début de leur végétation ; les semences, de bonne faculté germinative éprouvée au Laboratoire, ont en effet totalement péri en plein champ.

Nous avons conservé pour la collection 1963 environ 18 p. 100 des variétés introduites depuis la fondation de la Rizière expérimentale en 1948. Ce pourcentage représente 107 variétés qui se répartissement comme suit :

— 69 variétés d'*Europe* (50 d'Italie, 5 d'U. R. S. S., 5 de Hongrie, 4 d'Espagne, 3 de Grèce, 2 de Portugal, 1 de Bulgarie).
— 5 variétés d'*Afrique* (3 de Madagascar, 1 d'Égypte, 1 du Soudan) ;
— 9 variétés d'*Amérique du Nord* (États-Unis) ;
— 4 variétés d'*Amérique du Sud* (2 d'Argentine, 1 de Colombie, 1 du Pérou) ;
— 20 variétés d'*Asie* (13 du Japon, 2 de l'Inde, 2 d'Iran, 1 de Chine, 1 de Corée, 1 de Formose).

Ajoutons ici que dans la collection 1963 figurent en outre 11 géniteurs français — I.N.R.A. — obtenus par hybridation ; ils sont insuffisamment doués par rapport à ceux qui ont été présentés à l'inscription au Catalogue Officiel pour mériter d'être lancés en culture, mais ils possèdent nombre d'aptitudes intéressantes à des degrés divers et dans l'ensemble peu de défauts graves : c'est surtout ce dernier point qui les différencie des géniteurs étrangers.

Ce groupe est en effet, de loin, mieux adapté que les lignées introduites et conservées dans la collection. Celles-ci présentent toutefois au moins un caractère favorable à un degré très élevé (par exemple un grain très long ou une précocité remarquable) qui les désigne pour l'emploi dans de futurs croisements.

Quel est le comportement des variétés adaptées aux basses latitudes ? Nous mettrons tout de suite à part le cas des lignées tirées des mélanges : elles ont parfaitement mûri en France et présenté des caractères apparentés aux riz italiens dont elles sont peut-être des sélections ou des descendances de longue date : les tentatives d'identification n'ont pas été probantes avec les riz d'Italie que nous connaissons et l'origine réelle en est inconnue des fournisseurs qui nous les ont expédiées à titre de souches locales.

La majorité des riz introduits de pays dont la durée du jour s'écarte peu de 12 heures — alors que nous passons en Camargue de 13 heures et demie en avril à 15 heures en juin-juillet puis à 12 heures environ en septembre (cf. tableau 2), réagissent par un tallage considérable, une masse foliaire exubérante et une montée tardive qui n'est pas toujours couronnée d'épiaison. Les variétés les plus « précoces » fleurissent avec un retard relatif d'un à deux mois, c'est-à-dire courant septembre, période peu favorable aux fécondations. Dans de telles conditions il est pratiquement impossible de choisir un géniteur. Cependant nous avons tenté, un peu au hasard, de croiser nos premiers bons hybrides avec des variétés de Madagascar à grain de luxe, en semant ces dernières en serre, en plein hiver, pour faire coïncider une partie des périodes de floraison.

TABLEAU 2

Données climatiques concernant la période de végétation du riz en France

Mois	1 Moyennes des températures de l'air à 2 m sous abri (degrés C)			2 Précipitations (mm)	3 Nombre de jours de vent violent	4 Durée du jour moyenne (h)	5 Insolation		6 Radiation totale (Soleil + ciel) (cal/cm²/j)
	Maximales	Minimales	Moyennes				Durée totale (h)	Moyenne journalière (h/j)	
Avril	18,1	7,3	12,7	55,6	7,9	13,6	221,0	7,4	457
Mai	22,2	11,1	16,7	44,1	6,5	14,8	271,3	8,8	526
Juin........	26,1	14,7	20,4	37,3	5,6	15,3	302,0	10,1	603
Juillet	29,1	17,0	23,1	14,6	6,1	14,9	348,7	11,3	621
Août	28,3	16,4	22,4	37,3	4,3	13,5	306,5	9,9	508
Septembre ..	25,3	14,1	19,7	78,5	4,8	12,2	223, 3	7,4	383
Octobre.....	19,9	10,4	15,2	70,3	5,7	10,8	178,5	5,8	263

Sources : 1, 2, 3. Observations effectuées à la Rizière expérimentale (I.N.R.A.). — Latitude 43°39′N. Les moyennes sont établies sur 15 ans, de 1948 à 1962.

Sources : 4, 5, 6. Données de la Station de Bioclimatologie de Bel-Air, Montpellier (I.N.R.A.). — Latitude 43°37′ N.

Les moyennes d'insolation et de radiation totale sont établies sur 20 ans, de 1920 à 1939. Les fractions d'heure sont décimales.

C'est la réponse moyenne des F_2 qui sanctionne alors le choix du cogéniteur de « jours courts » ; la méthode est coûteuse et peut se comparer au test de l'aptitude à la combinaison chez les plantes allogames.

Heureusement, comme nous le verrons ci-dessous, les premières tentatives dans cette voie ne sont pas sans espoirs.

5°) *Conclusion*

Avant de clore la question des variétés introduites, il convient de mentionner que l'étude d'une collection constamment enrichie est, pour le riz comme pour d'autres plantes cultivées, un premier pas indispensable, mais qui ne suffit pas à résoudre

le problème d'une adaptation culturale (et économique) satisfaisante. Cette méthode procure surtout des géniteurs valables et peut révéler, lorsqu'il s'agit d'une culture d'extension nouvelle comme celle du riz — pratiquement nulle avant 1942 — un certain nombre de variétés qu'on adopte faute de mieux : tels sont les cas de *Balilla* et de *R. B.*, riz d'origine italienne, qu'aucune introduction n'a pu supplanter depuis 1949, bien que ces deux variétés ne répondent pas à tout ce que les utilisateurs attendent d'une bonne lignée pure.

Nous conclurons sur cette notion de lignée pure : elle ne paraît pas rallier tous les spécialistes du riz dans le monde. Lors de l'essai de variétés semées pour la première fois en collection, nous avons dû à maintes reprises pratiquer une épuration et quelquefois une sélection sur plusieurs années.

Pour concilier les divers points de vue, le Catalogue Mondial élaboré par l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture a jugé opportun d'adopter le terme de « genetic stocks » : il est traduit dans les documents en français par « souches génétiques ». On ne spécifie pas si, dans les collections vivantes répondant au contenu du Catalogue et constituées en Inde, au Japon et aux États-Unis d'Amérique, leur maintien fait l'objet d'une sélection, ni de quelle manière. Encore qu'on puisse regretter pour le bon ordre des choses (et pour la nécessité d'une certaine rigueur dans les descriptions de caractères variétaux) cette absence partielle de « normalisation », la présence d'impuretés ou d'hybrides plus ou moins éloignés de l'homozygotie totale, dans les échantillons reçus sous étiquette, n'est pas en définitive une gêne pour le sélectionneur qui recherche précisément des combinaisons aussi variées que possible entre caractères héréditaires.

Ce sont parfois des « hors-types » de ce genre, non conformes à la majeure partie d'un échantillon, qui ont été retenus comme géniteurs. La seule difficulté réside dans l'appellation adéquate des lignées qui en sont issues, une fois fixées. Nous avons convenu provisoirement de conserver le nom ou la référence du lot original, suivi d'un numéro d'ordre.

SÉLECTION D'HYBRIDES

Toutes les variétés de la collection se partagent les aptitudes qu'on souhaite voir groupées chez le Riz pour constituer la variété idéale. On conçoit donc qu'une série d'hybridations heureuses devrait aboutir, de proche en proche, à la réalisation de ce but précis, qui doit satisfaire à la fois le producteur, le rizier et le consommateur.

1°) *Bilan des croisements.*

Tout programme d'hybridation commence avec un choix limité de géniteurs, ou plutôt de cogéniteurs, car il est tout indiqué de partir d'abord des variétés les mieux douées pour la culture. Au début, le riz le plus cultivé était *Balilla*, qui, importé d'Italie, se présentait comme une population assez typée, avec une tige raide et assez courte, un feuillage foncé, une panicule compacte et fournie et une grain court. Les premiers croisements mis en route, en 1949, ont fait appel à la

lignée *Ballila* 1, isolée à la Rizière Expérimentale. Mais c'est la lignée 28, moins tardive, qu'on a finalement retenue dans *Balilla*, deux ans après, à cause de sa meilleure régularité de rendement et qu'on a multipliée puis lancée en culture. Par la suite, on s'est efforcé de créer une série de géniteurs exempts de défauts accusés, en croisant entre elles les variétés les moins désavantagées de la collection. Les cogéniteurs choisis pour *Balilla* apportaient par exemple, en même temps que le caractère grain long, une fragilité inacceptable des caryopses (cas de *Sesia*), ou bien une productivité moindre (*Senatore Novelli*) ou encore, en même temps que la précocité, un grain trop petit (*Eiko*) ou une mauvaise tenue à la verse (*Allorio*, *Bellardone*).

Une liste des croisements réalisés, par ordre chronologique, figure dans l'annexe II. Elle indique les principales aptitudes des géniteurs utilisés. Les croisements mis en route en 1949 et 1950 ont produit les premiers hybrides de riz français, qui seront décrits au paragraphe suivant. Certains des derniers croisements ont été réalisés à titre expérimental, en vue d'étudier la nature génétique des mutants soit induits, soit spontanés, de déterminer l'hérédité de la sensibilité à la Piriculariose ou encore d'établir comment se transmet le caractère « perlé » des caryopses.

2°) *Obtentions principales*

Les variétés hybrides obtenues par la Station sont au nombre de quatre [1] :

Deux variétés précoces : *Cesariot*
Cigalon
Deux variétés tardives : *Fanny*
Arlésienne

Le tableau 3 produit les principales caractéristiques biométriques de ces variétés nouvelles comparées à celles de *Balilla* et *R.B.*

Cesariot est issu du croisement *Sesia* × *Allorio* 46, dans lequel *Sesia* est une variété italienne à grain très long, et *Allorio* une variété de même origine très précoce, à grain cristallin oblong. Cette obtention présente de bonnes aptitudes culturales dont une remarquable régularité de rendement, dûe en majeure partie à sa précocité qui lui permet de fleurir du 20 au 31 juillet, période la plus favorable aux fécondations.

Césariot possède un grain de belle présentation commerciale, sans perle, et d'excellente résistance à la cuisson (qualité culinaire appréciée). La moyenne de longueur du blanchi est 6,1 mm au laboratoire. Elle excède donc la norme de 6mm fixant le seuil des grains longs; mais comme un pourcentage variable de grains n'atteint pas ce seuil, il faut faire intervenir un calibrage mécanique pour obtenir un blanchi long. Le rendement à l'usinage, comparable dans les conditions normales à celui de la variété cultivée *Rinaldo Bersani*, tend à diminuer, en cas de récolte retardée, sous l'action des vicissitudes climatiques qui provoquent le clivage des grains mûrs. Ce clivage est une source de brisures pour toutes les variétés. Selon une statistique des riziculteurs de France, la production de paddy de *Césariot* s'est élevée à 68 557 kg en 1962.

[1] Conventionnellement, les obtentions précoces reçoivent un nom masculin, les autres un nom féminin.

Cette nouvelle variété est appelée à rendre tous les services qu'on attend d'une variété *précoce*, et à prendre en culture la place que n'ont pu tenir jadis ni Maratelli — sensible à *Piricularia oryzae* —, ni *Bellardone* — sensible à l'égrenage et de rigidité insuffisante — ni *Ishikari Shiroke* ni *Precoce Corbetta* toutes deux sensibles à la verse.

TABLEAU 3

Données biométriques évaluées en 1961 sur 2 variétés cultivées et 4 hybrides de la station

	Balilla 28	*Rinaldo Barseni* ou R. B.	*Césariot*	*Fanny*	*Arlésienne*	*Cigalon*
Hauteur totale (cm)	80	105	85	65	95	90
Tallage fertile	7,4	6,5	6,4	8,9	8,0	7,1
Panicule						
Longueur du rachis (cm)	13,5	17	16	11	16	13
Exsertion (cm)	5	3	1	2	4	5
Nombre de ramifications primaires	8	7	8	7	8	7
Nombre total d'épillets	95	85	90	65	95	100
Nombre d'épillets au cm (compacité)	7,0	5,0	5,5	6,0	6,0	7,5
Épillet						
Longueur (mm)	6,9	9,7	8,9	8,0	8,9	7,2
Largeur (mm)	3,6	3,7	3,7	3,8	3,9	3,7
Épaisseur (mm)	2,4	2,5	2,3	2,5	2,5	2,5
Profil facial (longueur/largeur)	1,9	2,6	2,4	2,1	2,3	1,9
Poids de 1 000 grains (g)	27,5	37,5	34,5	34,0	39,5	29,0
Pourcentage d'amande	83	80	81	83	80	83
Caryopse (cargo)						
Longueur (mm)	5,2	7,6	6,9	6,1	6,8	5,5
Largeur (mm)	3,1	3,1	3,1	3,3	3,3	3,2
Épaisseur (mm)	2,1	2,1	2,0	2,1	2,1	2,1
Profil facial	1,7	2,5	2,2	1,9	2,1	1,7
Notes échelle du tableau 2						
Verse	1	2	2	0	2	1
Égrenage	2	2	1	1	0	1
Fleurs stériles (%)	7	4	4	4	3	3
Cycle						
Semis-épiaison	102	99	90	92	93	89
Semis-maturité	157	167	143	146	158	141

Présenté aux épreuves d'incription au Catalogue Officiel en 1958 et 1959, *Césariot* a été inscrit par arrêté du 7 novembre 1960 (J.O. du 11 novembre).

Arlésienne est un hybride de *Stirpe 136-2,* lignée de la population italienne *Stirpe 136*, productive à grain moyen très résistant à l'égrenage, et de *Senatore Novelli 19*

lignée de *Senatore Novelli*, autre variété italienne moins productive mais à grain très long et cristallin.

Arlésienne se révèle, en productivité, en précocité, et en résistance à l'égrenage, analogue à *Stirpe 136*. Cependant la longueur du caryopse est nettement améliorée et mille grains de paddy pèsent en moyenne 15 p. 100 de plus. La longueur moyenne du blanchi est 6,1 mm, mais le grain est plus large que celui de *Césariot* et que celui de *Rinaldo Bersani*.

Comme à *Césariot*, il manque à cette variété 0,2 mm pour appartenir entièrement à la catégorie des grains longs. La supériorité de rendement par rapport à *Rinaldo Bersani* se situe entre 10 et 20 p. 100.

Fanny, hybride à péricarpe blanc (monofactoriel récessif) issu du croisement expérimental *Balilla* à péricarpe rouge × *Sesia*, est une amélioration de *Balilla* pour la grosseur du grain, qui sort de la catégorie commune. Cette obtention est plus raide et talle plus que *Balilla* ; elle peut mûrir une semaine plus tôt. Mais sa productivité moins élevée en raison d'une panicule moins fournie, ne la rend compétitive qu'en année très mauvaise. Au domaine Expérimental du Merle, c'est-à-dire en Crau, ses performances ont été plus satisfaisantes qu'en grande culture en Camargue. Elle s'est toutefois très bien comportée en zone salée.

Arlésienne et *Fanny* ont été inscrites au Catalogue Officiel par arrêté du 4 avril 1961 (J.O. du 21 avril).

Cigalon est un hybride de *Balilla* 1 et *Allorio* 46, à grain court, susceptible de mûrir jusqu'à trois semaines avant *Balilla*. Comme tous les riz hâtifs, cette variété est particulièrement intéressante les années mauvaises, et elles sont assez fréquentes. Pour en obtenir de forts rendements, on doit la repiquer suffisamment tôt à une densité de poquets un peu plus élevée que pour les variétés tardives, soit au moins 18 poquets au lieu de 16. Le nombre de plantes par poquet peut sans inconvénient être réduit en proportion pour conserver une même consommation de plant à l'hectare. En Camargue, malgré des dégâts d'oiseaux parfois considérables au stade laiteux, dégâts inévitables pour toute variété très précoce de céréale tant qu'elle n'est pas cultivée sur une grande surface, ou a pu enregistrer plus de 70 qx/ha en 1962 dans les essais de fertilisation de la Station de Recherches agronomiques de Montfavet (M. Gouny et M[me] Huguet).

Cigalon a été inscrit au Catalogue Officiel par arrêté du 13 juin 1962 (J.O. du 6 juillet).

Les variétés nouvelles à prévoir à l'avenir devraient posséder les aptitudes principales de ces premières obtentions, à savoir : bonne tenue à la verse, régularité de rendement, maturation homogène de la récolte. Les améliorations porteront sur les points suivants : grain plus long chez *Césariot* et *Arlésienne*, grain cristallin chez *Fanny*, et d'une façon générale : accroissement du rendement en grains blanchis entier, la tendance étant désormais de régler le paddy selon cette valeur à l'usinage.

3°) *Observations diverses*

Les observations recueillies au cours de la sélection dans les descendances de tous les croisements ci-dessus nous ont confirmé que le choix des géniteurs reste une opération délicate, surtout au début. Le fait que deux cogéniteurs pré-

sentent des phénotypes *complémentaires* est loin de suffire pour créer un hybride éliminant au mieux dans son patrimoine les défauts des parents. Ce n'est qu'après plusieurs années et à travers bon nombre de croisements qu'on arrive à savoir si une variété est, en moyenne, ce qu'on pourrait appeler un bon géniteur.

Dire que le choix des parents se fait « a posteriori » n'est pas plus une solution pratique qu'un paradoxe, car cela suppose qu'on met en œuvre une grande quantité de croisements dont le hasard nous révèlera le plus adéquat.

La difficulté provient de ce que les caractères qu'on tente d'améliorer sont de nature polyfactorielle (cycle, tallage, hauteur des plantes, richesse des panicules, longueur du grain... etc.), ensuite de ce qu'il sont soumis à d'inévitables corrélations (les riz précoces tallent moins, par exemple, que les riz tardifs), et enfin de ce qu'ils sont plus ou moins liés entre eux génétiquement.

Comme conséquence, la sélection ne porte pratiquement jamais sur un caractère seul. Le meilleur produit d'un croisement donné représente en général un compromis qui, comparé à chaque parent de départ, se trouve avoir gagné sur certains points et perdu sur d'autres.

Si les aptitudes sont préalablement hiérarchisées, ce qui peut se faire par l'attribution de notes chiffrées affectées de coefficients déterminés pour chacune d'elles, l'efficacité du croisement peut se traduire par une note globale, chez l'hybride le mieux doué, supérieure à la note globale que mérite chaque géniteur. C'est le système qui a été adopté pour départager les obtentions nouvelles présentées à l'inscription au Catalogue Officiel, et pour mesurer en quelque sorte leur progrès sur les variétés existantes, dans chaque catégorie où elles se classent.

En fait chaque caractère quantitatif soumis à la sélection peut se définir au moyen des deux éléments suivants :

— un degré relatif de réalisation;
— un sens de réalisation favorable.

Par exemple pour la dimension d'un organe : le degré de réalisation sera la différence de longueur avec un témoin, c'est-à-dire x cm de plus ou de moins. Le sens de réalisation est « en plus » s'il s'agit du grain [1], « en moins » s'il s'agit de la paille. Ce sens peut ne pas exister si l'on considère un caractère indifférent comme la longueur de la coléoptile; le degré de réalisation est d'ailleurs lui-même sans intérêt dans ce dernier cas.

Cette façon de considérer les choses — sous une forme quelque peu vectorielle — mérite pourtant d'être nuancée; en ce qui concerne par exemple la résistance à l'égrenage, il existe un degré optimum : la trop grande résistance occasionne des pertes au battage, et la trop faible résistance, des pertes lors des intempéries. Ici nous aurons deux sens favorables; ce sont ceux qui convergent vers l'optimum (il est défini pour nous par les variétés *Césariot*, *Cigalon* et *Fanny*).

En ce qui concerne les liaisons génétiques, elles ne constitueraient guère un obstacle sérieux, si nous n'avions affaire qu'à des caractères monofactoriels ou à la rigueur bifactoriels.

On a longtemps considéré que chez le Riz (dans le Monde) la longueur du

(1) Le grain long se vend plus cher au kilo en Europe, mais au Japon, on recherche au contraire les variétés à grain court.

caryopse était fonction de la longueur de la tige, au point que grains longs sur paille courte était un objectif irréalisable, alors qu'on obtenait facilement des riz courts sur longue tige. Effectivement la sélection d'hybrides bas de tige entre parents à grains ronds et parents à grains longs entraîne à sacrifier toutes les plantes à grains du type long, plantes hautes et sensibles à la verse, rarement moyennes et jamais courtes.

L'objectif tenu pour irréalisable n'est toutefois qu'un problème mal posé, à la lumière de l'apparition, par mutation spontanée, d'un riz nain dans une variété à grain long (*Rinaldo Bersani mutique*) : 25 centimètres de haut contre 110 cm pour l'original. Le grain est resté long (environ 0,9 cm en paddy) et cette nouveauté a été fixée d'emblée, tout comme une mutation monorécessive.

La nature génétique en sera précisée par l'analyse du croisement de retour (back-cross). Mais il faut ajouter ici que le nombre de fleurs par panicule et par conséquent la productivité qui en dépend, malgré un tallage fort accru, ont été réduits par cette transformation nanisante. C'est désormais le riz court à grain de luxe à haut rendement qui devient l'objectif difficile si l'on admet que ce nain fait partie des courts, ce qui n'est pas tout à fait exact car le caractère nain est l'effet d'un seul couple de gènes, vraisemblablement, alors que le croisement paille courte × paille longue engendre, en F_2, une série de phénotypes illustrant ce qu'on a appelé la « variation continue » (effet de nombreux gènes).

Toutes ces considérations montrent à quel point la connaissance de l'hérédité des caractères soumis à la sélection peut éclairer cette dernière sur ses possibilités et sur ses limites. Par suite de la complexité des phénomènes, tout se passe comme si l'espèce, d'apparence « plastique », en raison de la multitude des formes qu'elle offre, était douée d'une résitance ou plutôt d'une inertie vis-à-vis du travail du sélectionneur.

4°) *Expérimentation des hybrides*

La productivité des familles hybrides reste le critère principal de la sélection car si la recherche de nouvelles variétés n'est pas spécialement axée sur une augmentation du rendement, il ne saurait être question de créer des riz moins productifs que ceux qu'on cultive. Le perfectionnement qualifitatif doit autant que possible se faire sans altérer la capacité de production.

De légères différences de rendement de l'ordre de 10 p. 100 sont perceptibles à l'œil en lignées, mais à parir de la F_6 environ, les différences entre meilleures familles s'atténuent et il devient nécessaire d'effectuer des essais comparatifs minutieux, dans lesquels le comportement des hybrides les plus prometteurs sera étudié en faisant jouer autant que possible la fertilité du terrain. Cette précaution est utile si l'on considère que l'ajustement de la fumure des rizières est des plus délicats à cause des grandes variations de climat d'une année à l'autre. Une fertilisation erronée peut fausser complètement le sens d'un essai comparatif aussi soigné soit-il.

L'expérimentation en milieu aquatique suppose une maîtrise parfaite du niveau d'eau et de la végétation adventice. Il faut également tenir compte du gradient de température inévitable avec un plan d'eau renouvelée en permanence, gradient auquel le riz se trouve particulièrement sensible. On peut l'atténuer en plaçant l'essai le plus loin possible des entrées d'eau, ou en équilibrer les effets en orientant

convenablement les parcelles, ou encore estimer ces effets en choisissant un dispositif approprié.

Les essais de comportement et de rendement sont effectués à deux échelons :

A. — *A la Rizière Expérimentale.*

Sous forme de micro-essais pendant deux ans ou plus.

Diverses formes et dimensions de parcelles ont été éprouvées et le meilleur résultat revient jusqu'ici aux parcelles de 2,75 × 8 m, repiquées à 0,25 m en tous sens avec 5 - 6 plantes par poquet.

La dimension 2,75 m. correspond au découpage de la rizière en « clos » de 3 m. de largeur utile. La surface récoltée est de l'ordre de 20m² représentant 78 p. 100 de la surface totale parcellaire, exclusion faite d'un rang de bordure tout le tour.

La récolte battue d'une parcelle pèse environ 10 kg, qu'on peut évaluer à 100g près soit une erreur de 1 p. 100, bien inférieure à la plus petite différence significative qui ne descend guère au-dessous de 5 p. 100 à cause de la structure caillouteuse et peu homogène du sol de Crau.

Le dispositif en blocs complets, éventuellement disposés en carré latin (pour contrôler l'effet du gradient thermique de l'eau), nous a donné toute satisfaction. Nous avons adopté pour chaque essai, en principe, 6 répétitions et 3 répliques, correspondant à trois niveaux de fertilité, ce qui représente 18 parcelles par variété. L'idéal serait un essai factoriel, chaque bloc comprenant toutes les combinaisons entre variétés et engrais, mais sa réalisation, plus délicate que les trois essais constitués par les répliques, exige des moyens plus importants que ceux dont nous disposons.

Les observations recueillies se rapportent aux dates relatives de floraison et de maturité (par rapport aux témoins), la tenue à la verse, le degré d'humidité à la récolte, le nombre de tiges fructifères par unité de surface, le rendement cultural et le rendement à l'usinage.

B. — *En grande culture.*

Un réseau d'essais comprenant six exploitations convenablement choisies et réparties dans toute la zone rizicole permet de tester chez l'utilisateur les obtentions nouvelles présentées aux épreuves d'inscription au Catalogue Officiel des Espèces et Variétés.

Les parcelles sont repiquées selon les normes courantes c'est-à-dire 16 poquets par mètre carré et mesurent 50 à 80 m de long sur 5 m de large. La récolte est effectuée en un seul passage de moissonneuse-batteuse. Il ya six blocs complets par essai, les fumures étant celles que pratique chaque exploitation.

On fait les mêmes observations et mesures que dans le cas des micro-essais de la Rizière Expérimentale.

Les témoins sont ceux qu'exigent les modalités d'inscription au Catalogue : ils appartiennent au même groupe de précocité et à la même catégorie technologique.

Par ailleurs, la Station d'Agronomie de Montfavet poursuit une expérimentation en conditions de grande culture, avec la collaboration de riziculteurs compétents, en vue de mettre au point la fumure la plus adéquate, pour chaque type de sol et pour les variétés nouvelles en instance d'incription.

Enfin la Station de Pathologie végétale du Centre de Recherches agronomiques du Midi (MM. LIMASSET et BERNAUX) effectue, en liaison avec la Station d'Amélioration des Plantes de Montpellier, des tests sur le comportement des nouveautés vis-à-vis du parasite principal du riz, *Piricularia oryzae*. A cet égard la variété *Cigalon* s'est montrée plus résitante que *Balilla* 28 et *Fanny* moins résistante, en début de végétation.

La sélection pour la résistance à la maladie ne s'est pas encore imposée pour le Riz en France, étant donné que l'extension de cette culture est relativement récente et que les exigences thermo-hygrométriques des parasites sont jusqu'ici rarement satisfaites sous climat méditerranéen. Depuis 1948, la Piriculariose n'a sévi qu'en 1959 et 1960.

Dans de nombreux pays étrangers producteurs de riz, les problèmes phytosa nitaires sont autrement importants et les généticiens commencent à accumuler un patrimoine de variétés résistantes à diverses maladies, que le recensement entrepris par l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture met à la disposition de tous les sélectionneurs de riz sous forme de Catalogue Mondial mécanographié.

La liaison avec une Station spécialisée dans l'étude des problèmes phytosanitaires reste précieuse pour contrôler des infections artificielles et identifier éventuellement des races physiologiques. Deux autres parasites sont à l'état latent en Camargue : *Helminthosporium oryzae*, *Sclerotium oryzae*.

La menace d'un virus (*Hoja blanca*) qui a récemment envahi les rizières du continent américain n'est pas à écarter. Son apparition en Europe poserait de sérieux problèmes de sélection, les géniteurs résistants étant rares et non adaptés à notre climat.

5°) *Sévérité de la sélection*

Le tableau 4 donne une idée de la sévérité de la sélection telle qu'elle a été pratiquée à la Rizière Expérimentale, avec des moyens modestes. Nous pouvons considérer que les nombres indiqués sont des minimums, car les chances de réussites

TABLEAU 4

Nombre moyen de plantes, lignées et familles selon les générations d'hybrides à la Rizière Expérimentale (statistique 1949 — 1962)

Génération	Total observé	Nombre de croisements	Nombre moyen par croisement
F_1	313 plantes	78	4,0 plantes
F_2	206 586 plantes	56	3689 plantes
F_3	3 866 lignées	42	84,0 lignées
F_4	245 familles	40	6,1 familles
F_5	100 familles	31	3,2 familles
F_6	57 familles	20	2,9 familles
F_7	27 familles	15	1,8 famille
F_8	16 familles	9	1,8 famille
F_9	8 familles	8	1,0 famille
F_{10}	6 familles	6	1,0 famille

croissent avec le nombre et le « volume » des descendances étudiées. La production d'hybrides constitue un moyen des plus efficaces pour remanier l'assemblage des aptitudes diverses d'une lignée pure en apportant des facteurs capables de fournir un degré de réalisation accru dans le sens favorable. Mais cette efficacité se trouve inévitablement limitée par le nombre de bons géniteurs disponibles. Parmi les riz précoces de productivité correcte (*Allorio, Bellardone, Maratelli, Ishikari, Shiroke, Precoce Corbetta)*, aucune ne possède de résistance à la verse suffisante. C'est la raison pour laquelle des essais de mutation pour la hauteur de paille ou la raideur de tige ont été envisagés dès 1957. Les résultats obtenus dans cette voie sont exposés dans le paragraphe suivant.

SÉLECTION DE MUTANTS

Si l'on en juge par le nombre considérable de formes sauvages et cultivées dans le Monde, le riz apparaît comme une plante particulièrement sensible à la mutation, bien que cette notion soit malaisée à définir. L'espèce *Oryza sativa* est, en fait, diploïde et autogame ; elle présente cependant un taux d'allogamie responsable de croisements naturels entre formes nouvelles apparues par mutation spontanée.

Le fait que cette espèce est extrêmement cultivée, dans les conditions les plus variées, peut également expliquer l'existence de cette « richesse génétique » actuelle, conservée au cours des temps grâce à la culture, et accrue à la faveur de la multiplication qu'elle implique.

Les conséquences génétiques de la radioactivité sont connues depuis plus de trente ans et l'utilisation de celle-ci pour accroître la variabilité a fait l'objet de nombreuses recherches. L'action de la nature est dispersée à cet égard sur un très grand nombre d'individus et l'idée de concentrer sur un seul individu un grand nombre de mutations grâce aux moyens puissants que nous offre le récent développement des sciences et techniques nucléaires autorise quelques espoirs d'amélioration. C'est la raison qui nous a conduit à irradier des semences de riz en 1957, en vue de créer des géniteurs de meilleure résistance à la verse [1].

1°) *Bilan des traitements*

En 1958, nous avons fait intervenir, à côté des moyens physiques, le sulfate neutre d'éthyle et dès 1959 le méthane sulfonate d'éthyle, sur le conseil de H. Heslot [2] qui venait de mettre en évidence chez ces substances appliquées à l'orge un pouvoir mutagène élevé.

En l'absence d'une mise au point particulière, qui n'a pu être réalisée que par

[1] Les irradiations ont été assurées par le Centre régional anticancéreux de Montpellier et nous tenons à remercier pour leur aide sans réserve M. le professeur P. Lamarque, directeur du Centre, et son collaborateur le docteur J. Gary-Bobo.

[2] Maître de Conférence à l'Institut national agronomique, que nous remercions ici pour tous les encouragements qu'il a bien voulu nous donner.

la suite, les premières expositions, aux rayons gamma du Cobalt 60, étaient de 4 000 Rœntgens. La dose a été progressivement augmentée jusqu'à 60 000 R., seuil à partir duquel la survie de semences à 13 - 14 p. 100 d'eau devient pratiquement nulle.

Les traitements par les substances « radiomimétiques » ont été établis pour une durée de 24 heures : à température constante de 24° C, la concentration adoptée était de 0,5 p. 100 en solution aqueuse.

La survie en culture de plantules issues de semences traitées est fonction des soins apportés. Elle peut varier dans d'assez larges proportions, ainsi qu'en témoignent les tableaux 5 à 12. La germination a eu lieu en laboratoire à température constante voisine de 25° C, sous éclairage artificiel continu. Les bacs sont ensuite mis à l'air libre quelques jours avant le repiquage. Les variations thermiques sont encore importantes et inattendues à l'époque de la mise en place et la reprise, correcte pour les témoins, devient aléatoire pour les lots traités.

Les tableaux font état de la marche des divers programmes de mutagénèse expérimentale mis en œuvre par la Station. Chaque descendance fait l'objet d'une comptabilité assez complexe, en raison de la difficulté qu'on éprouve à classer les éléments des diverses filiations.

2°) *Discussion du programme*

La succession chronologique des tableaux de résultats montre comment la conduite des traitements et celle de la sélection ont évolué d'une année à l'autre par suite des inévitables tâtonnements de début dans un domaine où l'empirisme est soumis à forte contribution. Il s'agit en effet moins d'étudier le mécanisme de la mutation sur un matériel végétal qui n'a pas été expressément choisi dans ce sens que de rechercher par tous les moyens l'acroissement du nombre de mutants de toutes natures, avec l'espoir d'augmenter en même temps la probabilité d'apparition d'individus de bonne valeur agronomique.

C'est le même raisonnement qui conduit le sélectionneur à effectuer le maximum de croisements, en choisissant mieux chaque fois les géniteurs, et à multiplier le nombre des recombinaisons dans la descendance pour augmenter les chances de voir naître un excellent assemblage d'aptitudes élevées.

Il peut paraître surprenant de voir en tête de chaque série de traitements un « but recherché », comme c'est le cas pour tout croisement entrepris, alors que la mutation reste le phénomène aléatoire bien connu.

Initialement, on cherchait un peu au hasard à produire des tiges plus courtes ou plus rigides. Ces mutations sont apparues, ainsi que d'autres un peu plus rares, telles que l'augmentation de la précocité, l'allongement du grain, la modification de la structure perlée ou cristalline de celui-ci, parmi quantité de variations sans intérêt agronomique.

D'où la possibilité offerte d'entreprendre un programme en se donnant pour objectif de ne conserver qu'un seul type de caractère muté. En deuxième génération surgissent nombre de phénotypes différents de l'original et qu'on peut nommer « hors-types », car on n'a pas la certitude qu'il s'agit de mutants avant de l'avoir démontré sur la génération suivante.

TABLEAUX

Sélection de mutants induits résistants à

Année	Génération	Opérations		Total	Variété : *Allorio 11* — Observations
1957	T_1	Exposition : 4 000 R *rayons gamma*-Cobalt 60			
		Grains traités		100	
		Plantes récoltées		94	
		Semis	descendances	94	
1958	T_2	Végétation	plantes (environ)	12 000	
		Récolte	phénotypes courts	23	
		Semis	lignées	23	
1959	T_3	Récolte	meilleures lignées	6	nos 1, 3, 6, 8, 22, 23.
		Sélection (dans ces lignées)...	plantes	22	
		Semis	familles	6	Noms : $\alpha, \beta, \varepsilon, \eta, \theta, \lambda$
			lignées	22	
1960	T_4	Récolte	meilleures familles	4	$\alpha, \beta, \theta, \lambda$
		Sélection (dans ces familles)...	lignées	6	
		Sélection (dans ces lignées)...	plantes	40	
		Semis	familles	4	$\alpha, \beta, \theta, \lambda$
			familles et sous-familles	6	$\alpha, \beta, \theta_1, \theta_2, \lambda_1, \lambda_2,$
1961	T_5		lignées	40	θ_1 λ_1
		Récolte	familles conservées (1)	2	
		Sélection (dans ces familles)...	lignées	2	—
		Sélection (dans ces lignées)...	plantes	30	Résultats de micro-essai : tableau 13
		Semis	familles	2	θ λ
			familles et sous-familles	2	
1962	T_6		lignées	30	
		Récolte	familles conservées	2	
		Sélection	lignées	2	
			plantes	30	Résultats de micro-essai : tableau 14

(1) La famille α, courte et transgressive pour la précocité, mais encore sensible à la verse, a été seulement conservée

(2) La lignée *Maratelli* θ est une déficience chlorophyllienne vigoureuse, presque aussi productive que le témoin. La mutants l'amélioration de la tenue à la verse est très faible. Le second est encore en T_6 en disjonction pour la hauteur de

(3) ε est une famille de même hauteur de tige que le témoin mais érectoïde (cf. photographie 2). La reprise en sous-à la verse, à grain nettement plus long et plus cristallin, de maturité un peu plus précoce.

L'expérience montre qu'il y a assez de choix parmi les hors-types T_2 (1). C'est ainsi qu'il a paru plausible, dès 1960, d'attendre de la mutagénèse provoquée des individus à la fois plus courts et moins tardifs. Dans *Americano 1600,* 49 lignées T_3

(1) Les explications concernant la nomenclature que nous avons adoptée font l'objet du paragraphe suivant.

5, 6 et 7

la verse dans trois variétés de riz précoces

Variété : *Maratelli*		Variété : *Précoce Corbella*	
Total	Observations	Total	Observations
100		100	
57		17	
57		17	
13 000		13 000	
71		53	
71		53	
8	nos 20, 31, 33, 44, 46, 47, 63, 71	8	nos 5, 6, 14, 20, 29, 44, 48, 53
20		22	
8	Noms : α, β, ε, θ, λ, μ, π, ρ	8	Noms : α, β, ε, θ, λ, μ, π, ρ
20		22	
7	α, β, ε, θ, λ, μ, ρ	3	ε, λ, μ
8		4	
24		34	
7	α, β, ε, θ, λ, μ, ρ	3	ε, λ, μ
8	α, β, ε, θ, λ, μ, ρ_1, ρ_2	4	ε, λ, μ_1, μ_2
24		34	
2	θ, ρ_2	2	ε, μ_1
2		4	
8		23	
2	θ (2) ρ	2	ε, μ, (3)
2		4	ε_1, ε_2, ε_3 μ
8		23	
2		2	
2		4	
13		10	

en collection où elle fleurit une semaine avant toute autre lignée.
famille ρ possède un grain légèrement plus gros que celui du témoin et une meilleure résistance à l'égrenage. Pour les deux
tige.
familles indique une légère disjonction (pour l'exsertion des panicules). μ est plus raide que le témoin, mais encore sensible

ont répondu à divers degrés à cette prévision sur 950 lignées observées (Tableau 10). Il n'en a été retenu que 46 pour éprouver en T_4 leur comportement général.

Pour accroître la quantité totale de variations héréditaires, à partir d'un nombre déterminé de graines au départ — car la semence a été choisie en raison de sa commodité, de préférence à d'autres parties de la plante — on a envisagé d'augmenter l'exposition aux rayonnements radioactifs, d'abord jusqu'aux limites du pouvoir

germinatif, puis de la rajuster afin de ménager une certaine fécondité dans la descendance, prise dans le sens de productivité et de taux de fécondation par panicule (qui sont liés).

TABLEAU 8

Sélection de mutants induits dans ALLORIO II

Année	Génération	Opérations	Nombre total	Détail			
				G	GS	SG	SS (48 h)
1958	T_1	But : Obtention de types résistants à la verse Traitements : 1 physique, 2 mixtes, 1 chimique G = rayons gamma-exposition 15 000 R S = sulfate neutre d'éthyle 0,5 % — 24 h — 20°C					
		Semence à 14 % d'eau... grains traités	2 000	500	500	500	500
		Végétation plantes survivantes	903	255	101	254	293
		Récolte plantes conservées	500	100	100	100	203
1959	T_2	Semis descendances	500	100	100	100	200
		Végétation plantes (environ)	22 500	4 500	4 500	4 500	9 000
		Récolte phénotypes courts observés	301	110	51	77	63
		phénotypes courts conservés	102	24	24	33	21
1960	T_3	Semis lignées	102	24	24	33	21
		Récolte meilleures lignées	11	1	3	3	4
		Sélection (dans ces lignées) plantes	67	3	11	24	29
1961	T_4	Semis familles	11	1	3	3	4
		lignées	67	3	11	24	29
		Récolte familles conservées	2	0	0	1	1
		Sélection lignées	10	0	0	1	9
		plantes	98	0	0	8	90
1962	T_5	Semis familles	2	—	—	1	1
		familles et sous-familles	10	—	—	1	9
		lignées	98	—	—	8	90
		Récolte familles conservées	1	—	—	0	1
		Sélection lignées	8	—	—	0	8
		plantes	50	—	—	0	50
1963	T_6	Semis familles	1	—	—	—	1[1]
		familles et sous-familles	8	—	—	—	8
		lignées	50	—	—	—	50
		Retour aux sources lignées T_3	10	—	—	—	10
		lignées T_4	15	—	—	—	15
		lignées T_5	5	—	—	—	5
		Ensemble des lignées	80				

[1] Cette famille porte le nom de CHI (χ). Sa représentation sous forme de 8 sous-familles montre qu'elle n'est pas encore, en T_5, génétiquement stable.

Des études sont en cours pour préciser une éventuelle influence, à cet égard, de la durée de l'irradiation et de son fractionnement. En d'autres termes, il serait avantageux d'avoir le maximum de mutations géniques non délétères avec le minimum de remaniements chromosomiques indésirables pour le bon déroulement des divi-

TABLEAU 9

Sélection de mutants induits dans un hybride insuffisamment raide de la Station :

(STIRPE 136 - 2 × SESIA) *famille* K

Année	Génération	Opérations	Nombre total	Détail			
				XX	MXMX	XMXM	M
1959	T1	But : Obtention de types résistants à la verse Traitements : 1 physique, 2 mixtes, 1 chimique M = méthane sulfonate d'éthyle 0,1 % 24 h-24°C X = 12,5 kR rayons X, 200 kV, 15 mA-12 mn 30 s XX = 2 traitements de 12,5 kR à 24 h d'intervalle					
		Récolte...... nombre de plantes	115	6	4	6	99
		Degré de stérilité de ces plantes 0 à 20 % ..	4	0	0	0	4
		20 à 40 % ..	20	2	0	0	18
		40 à 60 % ..	17	1	0	0	16
		60 à 80 % ..	24	0	2	3	19
		80 à 100 % ..	50	3	2	3	42
1960	T2	Semis descendances..................	115	6	4	6	99
		Végétation plantes (environ)	15 120	900	495	720	13 005
		Récolte phénotypes plus *courts*	591	1	1	14	575
		phénotypes *nains* et naniformes ..	251	28	0	1	222
		phénotypes plus *précoces*	77	2	1	1	73
		phénotypes stériles	102	9	0	0	94
1961	T3	Classement par catégorie de phénotypes T_2......		Courts		Nains	Précoces
		Semis descendances restantes (sur 115) ...	76	48		2	26
		lignées (plantes T_2 conservées).......	210	171		17	22
		Récolte meilleures lignées	9	6		1	2
		Sélection plantes	95	65		10	20
1962	T4	Semis familles..................	9	6		1	2
		lignées	95	65		10	20
		Récolte familles conservées (¹)	8	6		0	2
		Sélection (dans ces familles)..... lignées......	8	6		0	2
		(dans les lignées) plantes	50	40		0	10

(¹) Toutes ces familles sont pratiquement fixées et suffisamment résistantes à la verse. Deux d'entre elles ont présenté en 1962 un bon rendement à l'usinage.

TABLEAU 10

Sélection de mutants induits dans AMERICANO 1600 — 7

Année	Génération	Opérations	Total	Détail								
		But : Obtention de types à la fois plus raides et moins tardifs		m = plantes T_1 correctement développées; ch = plantes T_1 chétives								
		Traitements : 2 physiques, 2 mixtes, 1 chimique		$e.p.a.$ plantes T_1 à effets primaires accusés (stries, mouchetures, seulement dans III)								
		Exposition aux rayons X 200 kV 1 000 R/mn		MV = multiplication végétative								
		MSE = méthane sulfonate d'éthyle 0,5 p. 100-24 h 24° C										
1960	T_1	I 20 kR + 24 h repos + 20 kR	*1 000	I		II		III		IV		V
		II 20 kR + MSE + 20 kR	1 000									
		III MSE	2 000									
		IV 30 kR + 24 h repos + 30 kR	1 000	*m*	*ch*	*m*	*ch*	*m*	*epa*	*m*	*ch*	*ch*
		V 30 kR + MSE + 30 kR	1 000									
		* Grains traités (14 % d'eau) . .	6 000									
		Végétation : plantes levées . . .		436	260	64	55	1 788	13	160	49	3
		Récolte : total des plantes conservées . . .		80	13	27	0	239	12	34	14	2
		dont plantes battues individuellement . . .		58	9	27	0	214	12	34	14	—
		grains . . .		—	—	—	—	—	—	—	—	0
		Semis descendances . . .	369	58	9	27	0	214	12	34	14	—
		Végétation plantes	19 540	3 630	560	1 350	—	10 700	640	1 890	770	1 (1)
		Récolte hors-types plus courts	950	103	16	33	—	681	17	53	47	—
1961	T_2	dont... bien noués	728	80	10	23	—	518	9	44	44	—
		plus précoces	49	26	8	1	—	9	0	1	4	—
		monotalles	159	12	1	13	—	107	2	12	12	—
		grains sur MV										0
		Semis . . . lignées	950	103	16	33	—	681	17	53	47	—
		Récolte . . lignées conservées . . .	46	12	0	1	—	27	1	2	3	1 pl.
1962	T_3	dont lignées issues de plantes bien nouées	40	12	0	1	—	21	1	2	3	—
		grains sur MV										249
		Semis familles	46	12	—	1	—	27	1	2	3	—
		lignées		79	—	5	—	176	5	15	16	—
		+ lignéex T_3 (retour aux sources)		9	—	0	—	25	0	8	3	—

(1) La plante la plus vigoureuse a été seule conservée pour tester, après multiplication végétative en hiver en serre, si la coulure totale après floraison très tardive était de nature climatique ou génétique. L'expérience a montré en 1962 que la stérilité est héréditaire mais que la fertilité se restaure grâce au tallage. La multiplication végétative se poursuit.

sions cellulaires. Il y a là une question de restauration physiologique (de « lésions ») à incidence génétique puisqu'elle se produit au niveau des supports de l'hérédité.

Les traitements chimiques ont été mis au point par H. Heslot. Ils se prêtent à un nombre de modalités d'application (temps, concentration, température...) considérablement moins élevé que les irradiations car la semence reste sèche dans ce dernier cas. C'est la raison pour laquelle la mise au point de ces traitements chimiques, une fois les meilleures substances découvertes, s'est faite rapidement. Si l'on en juge par les proportions de mutants obtenues par « voie physique » et par « voie chimique » (tableaux 9 à 12), et si l'on admet qu'il existe pour chaque locus une aptitude propre à muter, on peut faire l'hypothèse que la manière d'irradier n'est pas encore au point pour le but qui nous intéresse.

TABLEAU 11

Sélection de mutants induits dans Americano 1600 — 7 (2e *série*)

Année	Génération	Opérations	Total		Observations
1960	T1	But : Obtention de types plus raides et moins tardifs Traitement : Exposition 40 kR rayons X 200 kV, 15 mA, 1 000 R/mn à 30 cm, ainsi distribuée: 20 kR + 24 h repos + 20 kR le 23 novembre 1960 Semence : grains à 14 p. 100 d'eau Semis : 11 décembre 1960	500		Irradiation au Centre régional anticancéreux de Montpellier
1961	T1	Repiquage : 19 janvier 1961 Début floraison : 12 février 1961 Récolte : 29 mars à 3 mai 1961.......... plantes	66		Culture à la Station agricole de Tsararano, Moravoay prov. de Majunga, Madagascar. (J. P. Dobelmann)
1961	T2	Semis le 13 mai 1961............ descendances Végétation plantes	66 3 280		Culture à la Rizière expérimentale du Merle
		plantes bien nouées	200		
		plantes semi-stériles		49	
1962	T3	Semis lignées	200	49	Parmi les 3 lignées, 1 à grain minuscule conservée au jardin botanique
		Récolte meilleures lignées	3	4	
		Sélection plantes	10	23	
1963	T4	Semis familles	2	4	α, β + γ, δ, ε, ζ
		+ lignées T3 (retour aux sources)	1	1	β–1 + ζ–1

Il s'ensuit que nos traitements mixtes (somme des deux autres, avec la différence que la deuxième irradiation agit sur la semence humidifiée,) entrepris en vue d'une synergie éventuelle, se trouvent prématurés ; en fait, les différentes combinaisons imaginées n'ont pu fournir de résultat décisif. Des recherches systématiques pourraient être envisagées dans cette voie en partant de doses plus faibles pour les composantes du traitement mixte afin de ménager la faculté germinative de la

semence traitée et la fertilité des plantes survivantes. La valeur des comparaisons d'efficacité (numérique et qualitative) avec les traitements simples dépendra de l'effectif des descendances étudiées.

TABLEAU 12

Sélection de mutants induits dans CESARIOT

Année	Génération	Opérations	Nombre total	Détail		
1961	T_1	But : Obtention de types à grain plus long		I	II	III
		Traitements : 1 physique, 1 mixte, 1 chimique				
		Rayons gamma, nouvelle source 74 R/mn				
		MSE : méthane sulfonate d'éthyle 0,5 %-24 h 24° C	*			
		I 20 kR + 24 h repos + 20 kR	2 000			
		II 20 kR + MSE + 20 kR	2 000			
		III MSE	2 000			
		Semis. 29 avril sur vermiculite. Repiquage 13 mai				
		Semence à 14 % d'eau. * Grains traités	6 000			
		Végétation plantes survivantes	1 411	300	151	961
		soit % de grains traités		15	8	48
		Récolte plantes (coulure)		en mélange (forte)	en mélange (forte)	844 (moyenne)
1962	T_2	Semis descendances de plantes T_1 :				
		peu semi-stériles		0	0	192
		assez semi-stériles		300	151	652
				en mélange	en mélange	
		nombre de lignes	1 276	244	188	844
		Végétation plantes	56 200	10 750	8 300	37 150
		Récolte... hors-types à grain plus long	*671*	*68*	*74*	*529*
		descendances correspondantes		(1)	(1)	153
		dont : descendance de T_1 peu semi-stériles				55
		hors-type ayant *en outre* (2) :				
		une tige naine	56	23	14	19
		une tige courte	148	14	33	101
		une maturité plus précoce	6	0	4	2

(1) Le nombre de descendances « utiles » c'est-à-dire ayant produit des hors-types intéressants ne peut être précisé que pour le traitement chimique, à cause du nombre de grains par plantes T_1, très faible pour les les traitements I et II, ce qui nous a obligé à récolter en mélange.

(2) Les caractéristiques autres que le grain allongé ne sont pas spécialement avantageuses pour la variété utilisée, et ne sont citées que pour souligner que le terme « mutant » peut s'appliquer à un individu porteur de plusieurs caractères mutés, chacun d'eux pouvant dépendre de plusieurs gènes. Le classement à la récolte est essentiellement phénotypique et deux mutants à paille courte peuvent avoir des génotypes différents.

3°) *Obtentions principales*

En 1961, deux lignées T_5 pratiquement « fixées » issues de l'irradiation d'*Allorio* II (tableau 5) ont été mises en micro-essai comparatif avec le témoin. La comparaison des rendements en semis direct, sur deux répétitions seulement, a mis en évidence chez la lignée *Thêta* une supériorité de 20 p. 100 et chez la lignée *Lambda*

une supériorité de 52 p. 100 par rapport à *Allorio* 11 dont les tiges avaient été tuteurées pour éviter la verse, ou du moins en limiter les effets. Les caractéristiques de ces deux mutants sont présentés dans le tableau 13.

TABLEAU 13

Comparaison biométrique de deux mutants de riz en 5e génération et de la variété-témoin, en semis direct (1961)

Caractéristique	*Allorio Theta*	*Allorio Lambda*	*Allorio* 11 témoin
Hauteur totale (cm)	75	85	140
Notation verse en 1960 et 1961	non versé	non versé	versé 100 %
Nombre de panicules par plante	9,6	8,3	5,1
Longueur du rachis (cm)	13,	14	18
Exsertion de la panicule (cm)	1	4	10
Nombre d'épillets par panicule	65	90	65
Nombre de ramifications par panicule	6	7	6
Compacité : nombre d'épillets par cm de rachis	5,0	6,8	3,0
Poids de 1 000 grains de paddy (g)	32	33	36
Dimensions du Paddy : longueur	8,1	8,4	8,8
largeur	3,5	3,6	3,8
épaisseur	2,5	2,3	2,4
longueur/largeur	2,3	2,3	2,3
Dimensions du Cargo : longueur	6,2	6,5	6,9
largeur	3,0	3,0	3,1
épaisseur	2,1	2,0	2,1
longueur/largeur	2,1	2,2	2,2
Rendement aux normes (q/ha)	65,5	83,0	54,6
Rendement relatif : % du témoin	120	152	100
% de R. B.	108	137	90
% de Stirpe 136-7	83	105	69
Durée totale du cycle végétatif (jours)	132	139	133

La lignée *Lambda*, la plus intéressante, a été remise en essai comparatif en 1962, en repiquage cette fois et avec cinq répétitions. L'essai, en carré latin, comprenait en outre *Allorio 11, Césariot, Cigalon* et une lignée *Allorio Chi* issue d'*Allorio 11* traitée par le sulfate neutre d'éthyle en 1958 (tableau 8) donc plus « jeune » d'un an que la lignée *Lambda*. *Cigalon* n'appartient pas à la même catégorie technologique (prix du quintal nettement moindre) et ne figurait qu'à titre de variété précoce.

Le tableau 14 donne les résultats de l'essai, où le témoin *Allorio 11* seul a commencé à verser malgré le tuteurage.

On retrouve la supériorité d'*Allorio Lambda* du point de vue productivité, et une aptitude du même ordre chez *Allorio Chi*. Ce dernier est cependant moins méritoire, car moins raide en semis direct, et de rendement à l'usinage moins élevé. D'autre part, la fixité complète n'a pas été réalisée en T_5 comme pour *Allorio Lambda* et *Allorio Thêta*. Il convient de souligner à cet égard qu'on ne retrouve pas chez tous les mutants cette stabilité génétique observée généralement en cinquième généra-

tion. Certaines lignées T_3 courtes et bien typées par une panicule trapue, dans *Americano* 1600-7, se sont comportées comme des lignées pures, tandis que les deux familles mutantes observées dans *Precoce Corbetta* présentaient en T_6 en 1962 des disjonctions pour plusieurs caractères.

TABLEAU 14

Comparaison d'obtentions précoces. Dispositif : carré latin établi en repiquage (1962)

Variété	Date d'épiaison	Rendement aux normes (q/ha)	Rendement relatif (%)	Verse
Allorio 11	28 juillet	43,1	100	oui
Cesariot	28 juillet	63,6	145	non
Allorio Lambda	29 juillet	65,9	153	non
Allorio Chi	28 juillet	65,5	152	non
Cigalon	26 juillet	74,3	172	non
Plus petite différence significative au seuil : 0,05.		4,9	11	

Si l'on considère que la mutagénèse permet de « corriger » un défaut, tel que la sensibilité à la verse par exemple, et que cette amélioration pourrait être aussi le fait d'un croisement, la première méthode semble par expérience un peu plus rapide, permettant de disposer d'une variété stable en cinq ans environ ; ce résultat ne s'est jamais produit avec tous les hybrides de riz soumis à la sélection depuis quinze ans, si ce n'est peut-être dans un croisement de retour, où la variabilité se montre plus restreinte. Mais, de ce point de vue, la comparaison reste quelque peu artificielle puisque le degré d'hétérozygotie de la T_1 paraît s'être accru avec l'augmentation des doses d'exposition, de sorte qu'il est préférable de voir dans ces deux méthodes des possibilités d'amélioration différentes, donc la faculté de s'épauler plutôt que de se concurrencer.

4°) *Conduite de la sélection et nomenclature*

Lorsque la semence a subi un traitement mutagène, chaque embryon, homozygote à l'origine puisqu'on part d'une lignée pure, est appelé à se développer en plante hétérozygote pour quelques loci. Par analogie avec les individus F_1 issus de croisement, et bien que cette hétérozygotie puisse être nulle ou n'affecter qu'une partie de certaines plantes, nous désignons les embryons et les plantes qu'ils deviennent par : génération T_1 [1]. Cette lettre signifie traitement mutagène de quelque nature qu'il soit, de même que F_1 ne précise pas qu'il s'agit d'autofécondation, de back-cross...

L'embryon non traité est donc l'équivalent d'une T_0. Si le traitement avait eu lieu dans un champ gamma sur plantes en végétation — ou bien seulement sur le

[1] Pour éviter toute confusion avec une série de témoins, on peut écrire pour ceux-ci : T nº 1, T nº 2, etc.



FIG. 1. — *Clos de la Rizière expérimentale montrant le mutant* Allorio Thêta *en* 5^e^ *génération entre deux parcelles d'*Allorio 11 *témoin tuteuré.* (Septembre 1961)



FIG. 2. — *Rizière expérimentale, septembre* 1961. *Planche des mutants* T_5 *dans* Precoce Corbetta. *La lignée* Epsilonn *érectoïde est désignée par le stagiaire cambodgien ; le témoin a versé en face de la stagiaire thaïlandaise. Les hauteurs de tige des deux parcelles sont très voisines.*

pollen — ces plantes auraient joué le rôle de T_0, les embryons des semences produites de la sorte étant bien en T_1 puisque susceptibles de présenter quelque hétérozygotie.

Les plantes T_1 peuvent présenter divers « effets primaires », bien que les anomalies chlorophylliennes soient rares, contrairement à ce qu'on observe chez l'Orge, sauf peut-être après traitement chimique. Dans ce dernier cas, les descendances de plantes à effet primaire accusé (mouchetures, stries jaunes ou blanches ou brunes) n'ont pas paru jusqu'ici plus riches en mutants que les autres, au contraire. Il en est de même généralement pour les descendances de T_1 à forte coulure, mais on a pu observer des exceptions. Empiriquement, il nous a paru nécessaire d'avoir en première génération une centaine au moins de plantes vigoureuses, pour chaque traitement mutagène, si l'on veut avoir quelques chances d'observer des mutants polyfactoriels de bonne valeur agronomique.

Si l'on utilise par exemple trois traitements inducteurs différents, on s'efforcera d'obtenir 300 belles plantes, soit 100 par traitement. On voit que le nombre d'individus T_1 cultivés est beaucoup plus élevé que celui des individus d'une F_1, lequel est voisin de 4, en moyenne, pour l'ensemble de nos croisements. (Ces quatre plantes sont capables, il est vrai, de fournir une F_2 globale de 5 à 10 000 pieds).

N'ayant pu jusqu'ici trouver de différences sensibles entre la descendance du brin-maître et celle des talles de divers étages d'une même plante [1], nous considérons provisoirement l'individu T_1 comme un tout, qui est battu séparément. Une partie des semences ainsi recueillies, par individu, est semée sur une ligne T_2, le reste constituant une réserve que l'on conserve au laboratoire. De cette manière 300 lignes T_2 signifient 300 descendances distinctes, alors qu'en F_2 ou aurait, par exemple, 4 descendances étalées sur environ 200 lignes. Le caractère aléatoire de la mutation même provoquée incite à cultiver en deuxième génération un nombre de plantes beaucoup plus élevé que dans le cas d'un croisement, bien qu'en la matière il n'y ait, en fait. de limite supérieure, que celle des moyens matériels dont on dispose.

Il est utile de regrouper les descendances T_2 par catégories de traitements (physique, chimique, mixte, doses et modalités différentes...) et, à l'intérieur de chaque catégorie, de classer les descendances d'après les particularités observées sur les plantes T_1. Cette manière de procéder peut faciliter éventuellement une meilleure connaissance de l'efficacité des techniques actuelles, si on maintient la classification dans les générations suivantes et si les comparaisons portent sur un nombre suffisant de cas.

La récolte des T_1 est exécutée en effectuant un « criblage » [2] ligne par ligne, c'est-à-dire descendance par descendance. Toutes les plantes qui diffèrent nettement du témoin, régulièrement répété sur le terrain, sont recueillies comme « hors-types ». Ce sont, comme nous l'avons indiqué, les phénotypes susceptibles de correspondre à des génotypes porteurs de mutations. Certains d'entre eux ne sont que des effets extrêmes de la fluctuation due au milieu, en particulier les plantes à tiges raccourcies. On peut toutefois affirmer des mutations dès la T_2 lorsque par exemple des variations caractérisées apparaissent en plusieurs exemplaires dans la même des-

(1) Étude menée sur la famille (*Stirpe 136-2* × *Sesia*) *K* soumise en 1959 à quatre traitements mutagènes: tableau 9.
(2) En anglais : *screening* — C'est une détection et non un choix.

cendance : c'est le cas de sept plantes à port rampant — au lieu de dressé — (sur 45) apparues dans *Americano 1600-7*.

Le criblage diffère de la sélection qu'on pratique d'ordinaire en F_2 : l'expérience nous a montré que des phénotypes « monotalles » et « rachitiques » ont engendré des T_3 vigoureuses et à tallage normal.

Le passage en T_3, s'effectue, par analogie avec les F_3, en conservant le principe de la plante par ligne.

Nous savons que la particularité des individus T_1 est d'être génétiquement différents les uns des autres, contrairement aux plantes F_1 issues de deux lignées pures.

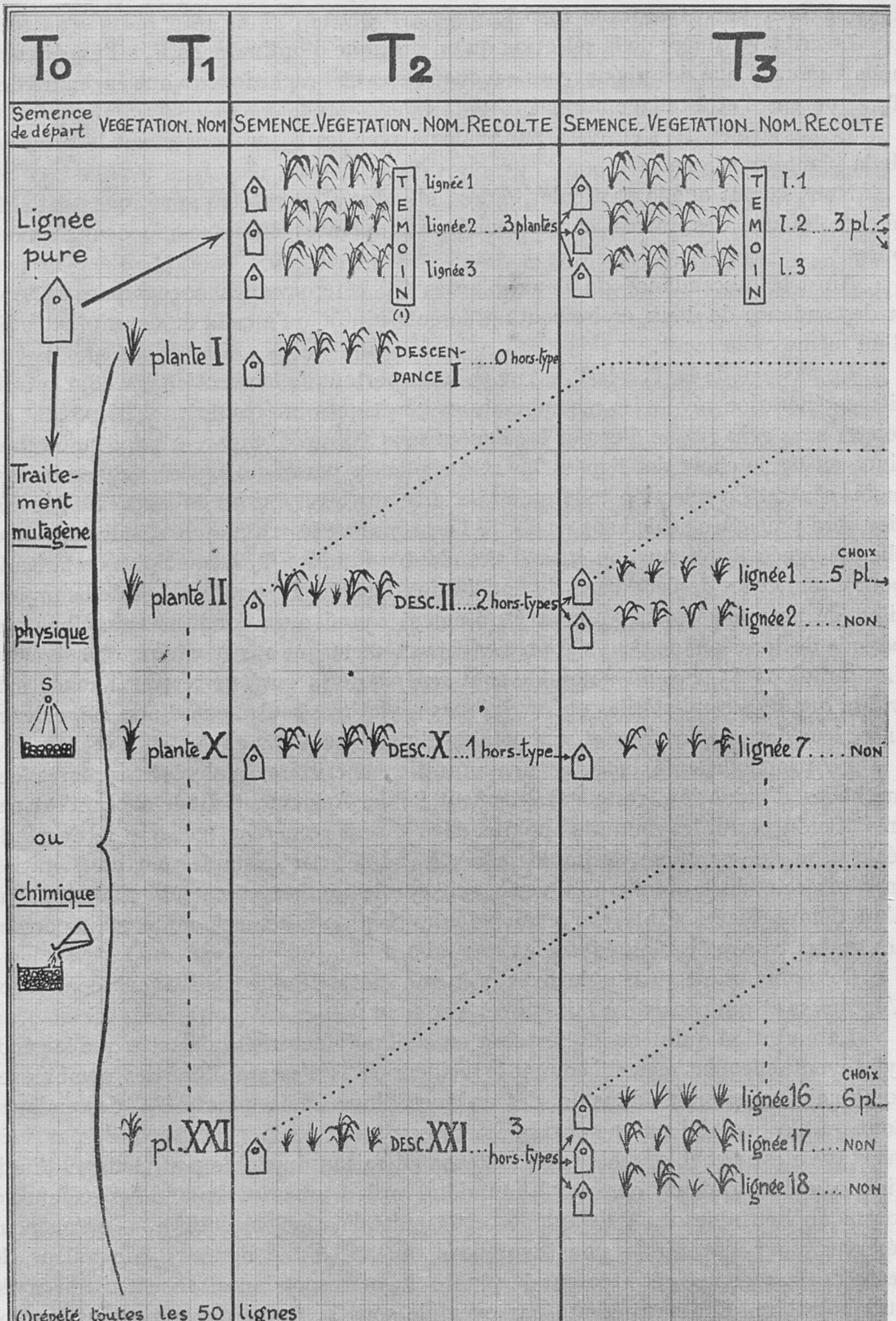
Ainsi la descendance de deux plantes T_1 hétérozygotes se compare-t-elle à la descendance de deux croisements différents plutôt qu'à celle de deux plantes F_1 d'un même croisement.

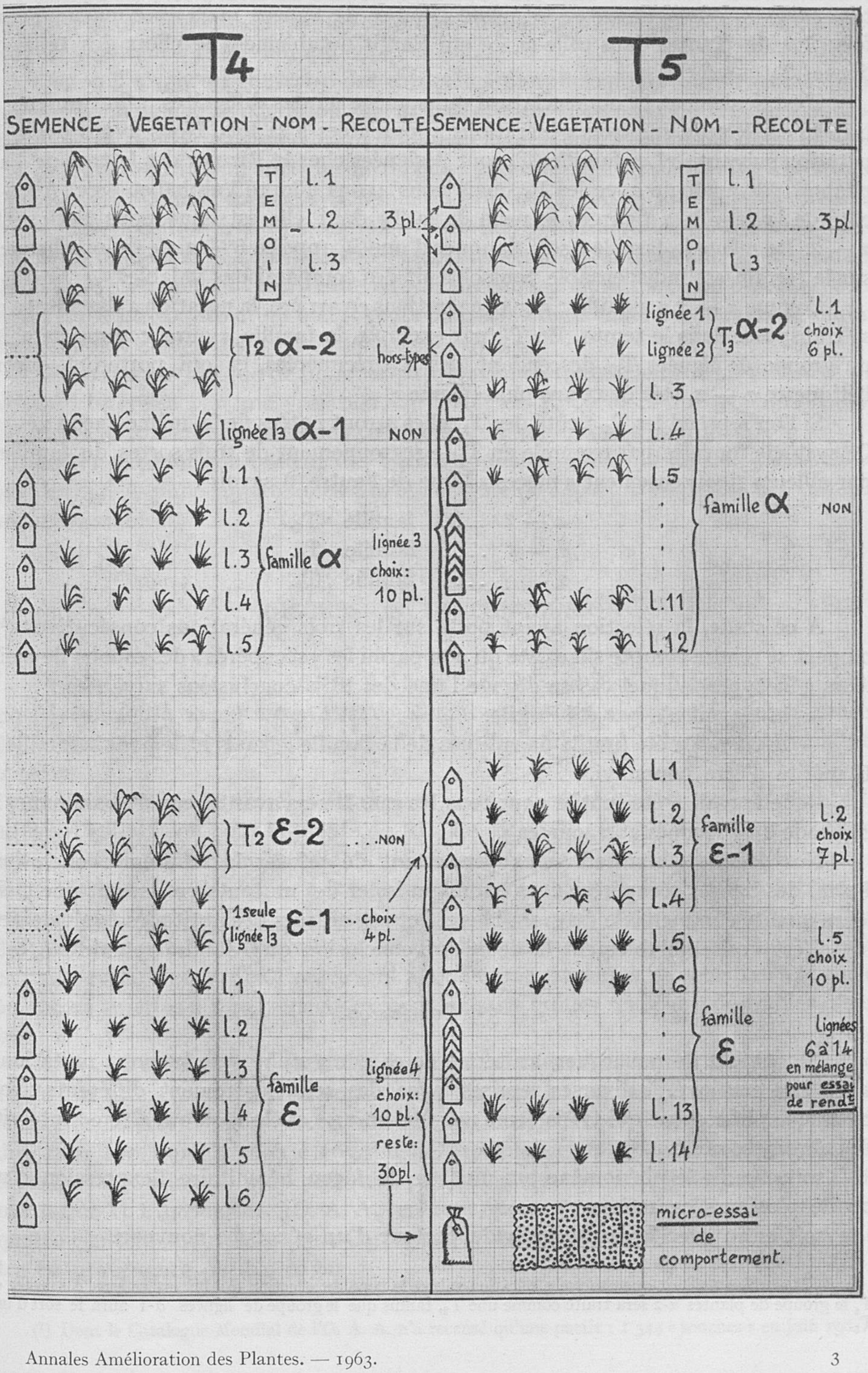
Le passage de la T_3 à la T_4 est un point important de la sélection. En effet la troisième génération révèle les recombinaisons génétiques intéressantes. Elle permet de rejeter sans gros risque d'erreur les lignées sans avenir. Comparé à celui qu'on pratique en F_3, le choix des lignées T_3, et des plantes parmi ces lignées, gagnera à être moins sévère. La sélection telle qu'on l'exerce sur les hybrides de troisième génération sera pratiquée seulement en T_4. Si l'on conserve le maximum d'individus dans chaque lignée T_3 retenue, on aura d'abondantes familles T_4 offrant plus de latitude pour éliminer les descendances de fertilité insuffisante. Le pourcentage de fleurs fertiles, de nature héréditaire, mais étroitement soumis aux conditions de climat en période de floraison, ne peut s'apprécier correctement que sur la génération suivante. Les individus T_3 à coulure notable sont repérés de façon à ne retenir l'année suivante que les « semi-stériles phénotypiques », victimes seulement d'une coïncidence entre leur date de floraison et une période climatique défavorable.

La probabilité de détecter une mutation méritoire, malgré les progrès des méthodes d'induction, reste extrêmement faible. Autrement dit le choix n'est pas très étendu parmi les mutants apparus dans le sens recherché, soit que le degré de réalisation du caractère désirable se révèle faible, par exemple une amélioration trop discrète de la tenue à la verse, soit que le nouveau caractère s'accompagne d'un défaut inadmissible, par exemple une tige parfaitement raide mais portant des grains trop petits, ou égrenants, ou aristés.

Cette remarque justifie le recours à une méthode que nous avons commencé d'éprouver et qui consiste à faire appel aux *sources*.

La mutation qui nous intéresse est en effet polyfactorielle, de sorte que le génotype éventuellement recueilli comme le meilleur en T_4 n'est que l'une des nombreuses combinaisons possibles dans la descendance d'une seule plante T_1, descendance dont on n'a exploité qu'une partie. La conservation de la génération T_1 par voie végétative est possible, mais trop coûteuse en raison du faible pourcentage d'individus « utiles » qu'on y observe. L'individu « utile » est celui dont la descendance a fourni un bon mutant. A défaut de cette multiplication végétative — qu'on peut réserver pour l'avenir — nous reprenons, au vu d'une lignée T_3 de valeur, le reste de la semence récoltée sur la plante T_2 correspondante, semence conservée au laboratoire. Elle se présente par exemple sous la forme de 300 grains susceptibles de fournir l'année suivante 150 à 200 plantes T_3, soit trois à quatre fois plus que la fraction déjà testée. On peut aussi recourir, au vu d'une famille T_4


T0 T1
T2
T3
Semence de départ
VEGETATION. NOM
SEMENCE. VEGETATION. NOM. RECOLTE
SEMENCE. VEGETATION. NOM. RECOLTE
Lignée pure
TEMOIN
(1)
lignée 1
lignée 2 ... 3 plantes
lignée 3
I. 1
I. 2 ... 3 pl.
I. 3
plante I
DESCENDANCE I ... 0 hors-type
Traitement mutagène
plante II
DESC. II ... 2 hors-types
CHOIX
lignée 1 5 pl.
lignée 2 NON
physique
S
plante X
DESC. X ... 1 hors-type
lignée 7 NON
ou
chimique
CHOIX
lignée 16 6 pl.
pl. XXI
DESC. XXI ... 3 hors-types
lignée 17 NON
lignée 18 NON
(1) répété toutes les 50 lignes


T4
T5
SEMENCE - VEGETATION - NOM - RECOLTE
SEMENCE - VEGETATION - NOM - RECOLTE
TEMOIN
l.1
l.2
l.3
...3 pl.
T2 α-2
2 hors-types
lignée T3 α-1
NON
l.1
l.2
l.3
l.4
l.5
famille α
lignée 3 choix: 10 pl.
TEMOIN
l.1
l.2
l.3
...3 pl.
lignée 1
lignée 2
T3 α-2
l.1 choix 6 pl.
l.3
l.4
l.5
l.11
l.12
famille α
NON
T2 ε-2
...NON
1 seule lignée T3
ε-1
... choix 4 pl.
l.1
l.2
l.3
l.4
l.5
l.6
famille ε
lignée 4 choix: 10 pl. reste: 30 pl.
l.1
l.2
l.3
l.4
famille ε-1
l.2 choix 7 pl.
l.5
l.6
l.13
l.14
famille ε
l.5 choix 10 pl.
Lignées 6 à 14 en mélange pour essai de rendt
micro-essai de comportement.

intéressante, au reste de semence qui l'a produite d'où la possibilité de reconstituer une T_4 analogue, avec le même nombre de lignées mais avec quatre à cinq fois plus de plantes dans celle-ci, ce qui élargit notablement le choix des têtes de lignées T_5.

C'est seulement la nomenclature qui soulève ici des difficultés, afin de mener à bien une sélection sur trois générations apparentées à la fois. Nous avons choisi la notation suivante : Les familles T_4 sont désignées chez le Riz par des lettres de l'alphabet, par analogie avec les F_4, mais nous avons adopté l'alphabet grec. Ainsi à côté de la famille α figurera le reste de la T_2 dont elle est issue, sous l'étiquette α — 2. De même la famille β sera flanquée d'une T_2 appelée β — 2. Ce rapprochement sur le terrain est indispensable pour obtenir des comparaisons valables.

Comme « — 2 » signifie : deux générations en arrière, la notation a l'avantage de se transposer dans le temps. En T_5, par exemple, la famille α aura comme satellite un groupe de lignées T_3, descendant des T_2 récupérées, et qui porteront encore l'étiquette α — 2, soit deux ans plus « jeune ».

Si l'on reprend les T_3 à côté des T_4, elles seront notées de la même façon α — 1. Ce système fournira par exemple en T_6 le regroupement de trois sortes de familles, par ailleurs rigoureusement « nièces » l'une de l'autre, à savoir :

α — 2 famille T_4.
α — 1 famille T_5.
α famille T_6.

A ce stade, la sélection ayant porté sur les trois générations consécutives [1], on peut se rendre compte s'il existe ou non parmi les « récupérés » des espoirs de meilleurs génotypes, auquel cas se dégage l'une des trois conclusions suivantes :

— le travail n'a pas été inutile.

— le travail a été inutile dans le cas de la famille α, mais utile pour la famille ε. Il mérite d'être poursuivi.

— le travail a été inutile pour tous les cas. Il sera avantageux d'abandonner la méthode du « recours aux sources ».

Nos premiers résultats nous permettent de réfuter la troisième conclusion. Parmi des lignées récupérées nous avons pu isoler des mutants présentant une meilleure qualité commerciale du grain blanchi et par ailleurs des aptitudes équivalentes.

C'est vraisemblablement la deuxième conclusion qu'il faudra retenir.

5°) *Conclusion.*

Il convient de remarquer, au terme de ce paragraphe, que le mot « mutation » a dû être employé, à diverses reprises, avec des sens légèrement différents : soit comme le phénomène qui transforme un gène en un « allèle », ou qui altère l'intégrité des chromosomes ;

soit comme le phénomène qui modifie de façon héréditaire l'expression d'un ou de plusieurs caractères ;

soit enfin avec le sens d'individu porteur d'un génotype nouveau.

[1] Il est bien évident que chaque génération subira le type de sélection qui lui est propre. A savoir : en T_4 le groupe de plantes α-2 sera traité comme une T_2, tandis que le groupe de lignées α-1 aura le sort d'une T_3.

Lorsqu'on doit traiter de l'aspect génétique des faits observés, on a l'habitude de parler de mutation génique, ou chromosomique (ou même génomique) et de qualifier de « mutant » l'individu qui en est affecté.

Quant il s'agit au contraire des caractères morphologiques ou physiologiques, dont on connaît mal le conditionnement héréditaire (si ce n'est qu'il est polyfactoriel), il serait peut-être commode, au lieu d'employer le mot « mutation » dans un sens collectif, de recourir à un autre terme tel que « variation » par exemple. On a coutume d'utiliser déjà ce mot comme synonyme du précédent, car on sous-entend « héréditaire » par opposition à la « fluctuation ». Variation prendrait ainsi le sens large d'ensemble de mutations - non identifiées individuellement - intéressant un seul caractère à la fois ou bien plusieurs caractères : cela correspondrait à ce qu'on observe en mutagénèse provoquée et qu'on est tenté de considérer comme des « trains de mutations simples ».

Il serait alors logique de désigner par « variant » (parallèlement à « mutant») un individu intéressé par une variation, qu'il soit en T_3 ou dans une génération plus avancée. On conserverait le terme commode de « hors-types » pour la T_2.

Après sélection, on obtient des variants homozygotes, qui ne sont autre chose que des lignées pures apparentées à la lignée pure de départ, c'est-à-dire des variétés nouvelles stables.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Après avoir fait l'inventaire de tous les moyens disponibles pour améliorer génétiquement le riz cultivé en France, il nous est permis, au terme de quinze années de recherches, d'analyser nos chances de progrès ultérieurs à la lumière des résultats obtenus.

L'*introduction* de variétés étrangères nous a montré tout ce que représente la notion d'adaptation pour la plante de Riz. La diversité génétique de ce qu'on pourrait appeler la Collection Mondiale (1) est considérable. Malheureusement la sensibilité de la majorité des types cultivés au changement de photopériode constitue un sérieux handicap pour trouver soit des riz adaptés à nos conditions de culture, soit des géniteurs valables. Par ailleurs, de nombreuses variétés qui parviennent à boucler leur cycle végétatif en France sont abondamment aristées, ou sensibles à la verse, ou encore sujettes à un égrenage excessif, défauts qui les rendent indésirables d'emblée.

Une collection de 593 variétés (pas forcément variétés pures) nous a été procurée par 48 pays ou gouvernements. Ces riz sont parmi les plus cultivés dans le Monde et nous n'avons pu en retenir que 107 dans la Rizière Expérimentale, c'est-à-dire 18 p. 100, dont la moitié environ de provenance italienne. L'essai de variétés dites à « large adaptabilité » préconisé par l'Organisation des États-Unis pour l'Alimentation et l'Agriculture (O. A. A.) en 1962, nous a permis de détecter seulement quatre géniteurs nouveaux (1 de Corée, 1 de Formose et 2 de l'Inde) parmi 54 variétés en provenance de dix pays.

(1) Dont le Catalogue Mondial de l'O. A. A. n'a recensé qu'une partie : 1 344 « souches » en juin 1961.

Ce sont les variétés italiennes qui ont surtout servi de parents dans les *croisements* effectués à partir de 1949, au nombre de 89 en 1962. Le choix des géniteurs reste un problème, qui au niveau de nos méthodes d'investigations actuelles, ne se résout qu'à la longue et de manière empirique. Les premiers croisements nous ont donné quatre nouveautés qui ont satisfait aux épreuves de l'inscription au Catalogue Officiel. La première, *Césariot*, est une variété précoce, à rendement régulier et d'excellente présentation commerciale.

Actuellement des projets de règlement des récoltes en fonction de la valeur à l'usinage du paddy (pourcentage de grains non cassés), nous mettent en demeure d'améliorer, chez nos obtentions, la résistance intrinsèque aux causes de fêlure.

Le consommateur français préfère, d'autre part, les riz longs et les riz cristallins sans perle. Une série de croisements avec des géniteurs malgaches à grain très long (*Vary Lava, Ali Combo*), récemment mise en route, devrait aboutir dans ce sens dans quelques années.

L'appréciation de la qualité technologique, comprise comme un taux élevé de caryopses entiers après séchage et usinage, est tributaire d'un certain nombre de mises au point qui restent à faire. Elles concernent l'échantillonnage (degrés de maturité, importance des lots et leur mode de conservation) ainsi que le règlage des appareils d'analyse. A cet égard, la Station doit bénéficier à l'avenir du concours d'un laboratoire du Centre de Recherches agronomiques du Midi spécialisé déjà dans l'étude technologique des céréales (blé dur, blé tendre) [1].

Les essais qui seront entrepris dans cette voie feront désormais partie de l'expérimentation des variétés nouvelles, après les tests de comportement et de rendement.

La *mutation* est un moyen nouveau de réaliser une amélioration de la plante en accroissant sa variabilité génétique. Le caractère aléatoire de ce phénomène, bien que sa fréquence ait pu être accrue de façon spectaculaire, fait de la recherche dans cette direction une méthode d'un maniement encore difficile. Mais les résultats encourageants que nous avons enregistrés, tant au moyen d'agents physiques qu'au moyen de substances chimiques, nous autorisent à penser qu'il y a dans la mutagenèse provoquée un moyen original de créer des lignées pures améliorées, moyen susceptible de conjuguer son efficacité propre avec celle de l'hybridation (qui remanie, elle, beaucoup plus profondément les patrimoines).

Des mutations d'hybrides fixés sont à même de faire leurs preuves à la Rizière Expérimentale : par exemple les neuf familles plus raides issues de la F_8 *Stirpe 136-2* × *Sésia*, ou les nombreuses lignées T_3 à grain allongé induites dans *Césariot*.

Nous attendons de croisements entre mutants (par exemple *Allorio Lambda* × *Allorio Thêta*, *Allorio Lambda* × *Allorio Chi* [2]) une heureuse recombinaison de leurs différences génotypiques avec la variété originale.

Si des études restent à approfondir pour augmenter le pourcentage de plantes T_1 utiles, c'est-à-dire à descendance riche en variations, et pour discerner éventuellement le meilleur traitement mutagène selon le but poursuivi, il apparaît que des modifications héréditaires dans le sens de l'affaiblissement de la réaction à la sensibilité photopériodique nous rendraient de grands services. On pourrait de la sorte adapter très rapidement le cycle de certaines variétés exotiques à grain de luxe ou

(1) Sous la direction de M. Matveef.
(2) Voir page 219.

bien résistantes à des adversités telles que les chutes de température en début de végétation ou en période de floraison, le sel, les divers parasites, sans se heurter aux phénomènes de « semi-stérilité » qu'on rencontre fréquemment dans les descendances hybrides de parents (génétiquement) éloignés.

Ainsi pourrions-nous mieux exploiter à l'avenir la richesse de formes et d'aptitudes que l'espèce *Oryza sativa* présente à travers le Monde.

Reçu pour publication en juillet 1963.

SUMMARY

SECOND CONTRIBUTION TO THE STUDY OF RICE IN FRANCE : OBTAINING NEW VARIETIES BY HYBRIDIZATION AND INDUCED MUTATION

The development of rice-growing in the South of France twenty years ago instigated the setting up of an Experimental Rice Field in 1948. There, the *Station d'Amélioration des Plantes* (Plant Improvement Establishment) at Montpellier carries out research into well-adapted varieties. The working programme was given in an earlier paper, published in *Annales de l'Amélioration des Plantes*, 1955.

In order to create new varieties, which are at the same time satisfactory to the farmer, the rice miller and the commercial clientele, three methods have been used successively :

1 — introduction of foreign varieties,
2 — hybridization,
3 — induction of mutations.

The present paper states the true position of present economic conditions and draws up the balance-sheet of the results obtained by these three means :

1. The collection studied was comprised of 593 varieties introduced from 48 countries. The majority of these varieties of rice are sensitive to the change of photo-period. They do not mature in France, where the hours of daylight exceed 15 in Summer, or even reach the flowering stage. About a hundred stock varieties have been retained.

2. By crossing and genealogical selection, four new varieties of good cultural value have been created in 13 years and entered in the *Catalogue Officiel des Espèces et Variétés*.

3. The search for stock varieties which are at the same time early, productive and resistant to lodging, has led us to experiment with mutagenic treatments, such as ionizing radiations and radiomimetic chemicals on three varieties of rice. Among the first mutations induced, certain progenies of definite agronomic value have shown to what extent this process in course of development can resolve certain problems of improvement.

A programme has been specially drawn up in order to take the fullest advantage of the possibilities opened up by these treatments. A detailed scheme of selection and a suitable nomenclature are proposed.

It appears that hybridization remains a valid method, suitable moreover for making use of the genetic stocks improved by mutation. In contrast, it is interesting to be able to induce mutants in a hybrid, with a view to « correcting » certain characteristics of the latter more rapidly than by a fresh crossing.

The examples drawn from the work of the Experimental Rice-Field show how hybridization and induction can constitute two complementary methods for obtaining the genetic variability needed by the breeder.

ZUSAMMENFASSUNG

ZWEITER BEITRAG ZUM STUDIUM VON REIS IN FRANKREICH : ERHALTEN VON NEUEN SORTEN DURCH KREUTZUNG UND INDUZIERTE GENMUTATION

Die Entwicklung des Reisanbaues in Südfrankreich seit zwanzig Jahren trieb 1948 zur Errichtung eines experimentellen Reisfeldes an. Dort führt die Station für Pflanzenzüchtung von Montpellier, Untersuchungen um gut angepasste Sorten auszulesen. Das Arbeitsprogramm wurde in

einem fruheren Aufsatz angegeben, der 1955 in den *Annales de l'Amélioration des Plantes* veröffentlicht wurde.

Um neue sorten zu erzeugen, die zu gleicher Zeit den Landwirt, den Industriellen und den Kunden zufrieden stellen, sind drei Methoden erfolgreich benutzt worden :

1. Einführung ausländischer Sorten,
2. Kreutzung,
3. Induzierung von Mutationen.

Die vorliegende Abhandlung legt den Stand der wirtschaftlichen Verhältnisse dar und unterbringt die Ergebnisse, die durch diese 3 Mittel erzielt worden sind :

1. Das untersuchte Sortiment umfasste 593 Sorten von 48 Ländern. Die Mehrzahl dieser Reissorten ist empfindlich gegen den Photoperiodismus veränderungen. Sie reifen nicht in Frankreich, wo das Tageslicht im Sommer mehr als 15 Stunden andauert oder erreichen nicht einmal das Blütenstadium. Etwa 100 Stammpflanzen wurden ausgelesen.

2. Durch Kreuzung und genealogische Selektion wurden in 13 Jahren 4 neue Sorten guten landwirtschaftlichen Nutzwertes geschaffen und in den *Catalogue Officiel des Espèces et Variétés* eingetragen.

3. Die Suche nach Zuchteltern, die zu gleicher Zeit frühreif, ertragsreich und lagerfest sind, hat uns dazu geführt, Versuche an 3 Reissorten unter Anwendung mutationserzeugender Behandlung, wie ionisierende Bestrahlung und radiomimetische Substanzen, anzustellen. Unter den ersten Mutationen, die induziert wurden, haben gewisse landwirtschaftlich wertvolle Nachkommen gezeigt, in welchem Ausmass dieses Verfahren, das noch entwicklungsfähig ist, gewisse Züchtungs-probleme lösen kann.

Ein Programm wurde aufgestellt, um die Möglichkeiten auszunützen, die durch diese Behandlungen eröffnet worden sind. Ein besonderes Selektionsschema und eine angepasste Nomenklatur sind vorgeschlagen.

Kreutzung scheint eine gültige Methode zu verbleiben, die überdies geeignet ist die Stämme zu bewerten, die durch Mutation verbessert worden sind. Im Gegensatz dazu, ist es interessant, imstande zu sein, Mutanten in einem Hybrid hervorzurufen, um damit gewisse Merkmale des Letzteren schneller zu verbessern » als durch erneute Kreuzung.

Diese, aus dem experimentelle Reisfeld von Montpellier herangezogenen Beispiele zeigen, wie Hybridation und Induzierung von Mutationen zwei sich ergänzende Methoden zur Erstellung der genetischen Variabilität darstellen können, die für den Züchter unentbehrlich ist.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

COTTE A., MARIE R., 1958. L'amélioration du Riz à la Rizière expérimentale du Merle. *Journées du Riz*, Arles, 19-20 sept. 1958, Ed. DSA, Marseille, 35-48.

DOMMERGUES P., 1960. Action des rayons gamma sur les bourgeons de la variété de Poirier « *Max Red Bartlett* ». *Symposium sur les effets des rayonnements ionisants sur les semences et leur emploi dans l'amélioration des plantes*, Karlsruhe, IAEA/FAO, 581-589.

DOMMERGUES P., 1961. Action de quelques mutagènes sur la laitue. *Assoc. Fr. Avancement Sci.*, Reims

DOMMERGUES P., 1962 *a*. Mutagenèse expérimentale. *Ann. Amélior. Plantes*, **12**, 67-78.

DOMMERGUES P., 1962 *b*. La destinée de la cellule mutée : conséquences dans le cas des plantes à multiplication végétative et dans le cas des plantes à reproduction sexuée. *Eucarpia*, Paris, 22 mai 1962 (sous presse).

FERRARY R., 1959. Induction de mutations chez l'orge cultivée sous l'effet des radiations ionisantes. *Ann Amélior. Plantes*, **9**, 403-420.

GARY BOBO J., MARIE R., 1962. Les effets de l'irradiation sur les grains de riz : mutations et restauration *J. Radiol. Electrol.*, **43**, 111-120.

HESLOT H., FERRARY R., 1958. Action génétique comparée des radiations et de quelques mutagènes sur l'Orge. *Ann. Inst. nat. agron.*, **44**, 1-20.

HESLOT H., FERRARY R., LEVY R., MONARD Ch., 1959. Recherches sur les substances mutagènes. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **248**, 729-732.

HESLOT H., FERRARY R., LEVY R., MONARD Ch. Induction de mutations chez l'Orge. Efficacité relative des rayons gamma, du sulfate d'éthyle, du méthane sulfonate d'éthyle et de quelques autres substances. *Symposium sur les effets des rayonnements ionisants sur les semences et leur emploi dans l'amélioration des plantes*, Karlsruhe, IAEA/FAO, 243-247.

HESLOT H., 1960. Induction de mutations chez les plantes cultivées. Recherches effectuées par quelques agronomes français. *Genetica agraria*, **13**, 79-112.

HESLOT H., 1961. L'induction expérimentale de mutations chez les plantes cultivées. *C. R. Acad. Agric. Paris*, **13**, 694-700.

LAMARQUE P. et *al.*, 1958. Les effets des radiations ionisantes sur certains végétaux. 2° *Conf. Intern. des Nations Unies sur l'utilisation de l'énergie atomique à des fins pacifiques*. Genève, **27**, 275-281.

MARIE R., DENOY I., D'ARMANCOURT H., 1952. La Rizière du Merle en 1951. *Progr. Agric. Vitic.*, **16-17**, 229-241, **17-18**, 258-269.

MARIE R., DENOY I., EKOLLO A., 1953. La Rizière du Merle en 1952. *Bull. Inform. Rizic. France*, **26**, 11-22.

MARIE R., 1953. Riz très précoces et riz japonais. *Bull. Inform. Rizic. France*, **24**, 18-22.

MARIE R., DENOY I., 1954. La Rizière expérimentale du Merle en 1953. *Bull. Inform. Rizic. France*, **33**, 12-18.

MARIE R., DENOY I., 1955. La Rizière expérimentale du Merle en 1954. *Bull. Inform. Rizic. France*, **37**, 2-11.

MARIE R., 1955. Contribution à l'étude du riz en France. *Ann. Amélior. Plantes*, **5**, 463-535.

MARIE R., 1956. Quelques résultats d'expérimentation rizicole. *Bull. Tech. Inform.*, **109**, 6 p.

MARIE R., DENOY I., 1956. État actuel de l'amélioration du riz en France. *Riz Rizic. Cult. vivr. trop.*, **2**, 9 p.

MARIE R., DENOY I., CHARRADE E., 1956. La Rizière expérimentale du Merle en 1955. *Bull. Inform. Rizic. France*, **44**, 8-15.

MARIE R., DENOY I., 1957. La Rizière expérimentale du Merle en 1956. *Bull. Inform. Rizic. France*, **50**, 10-15.

MARIE R., DENOY I., 1958. La Rizière expérimentale du Merle en 1957. *Bull. Inform. Rizic. France*, **55**, 6-17.

MARIE R., DENOY I., 1959. La Rizière expérimentale du Merle en 1958. *Bull. Inform. Rizic. France*, **68**, 14-28.

MARIE R., 1959. Le côté expérimental de l'amélioration du Riz. *Journées Nationales « Semences »*, Montpellier, 2-4 juin 1959. UNCAC — ITCF, 49-58.

MARIE R., DENOY I., GRILLARD M., 1960. La Rizière expérimentale du Merle en 1959. *Bull. Inform. Rizic. France*, **68**, 14-28.

MARIE R., 1960. La variété chez le Riz. *Journée du Riz*, Arles, 30 sept. -1er oct. 1960. Éd. DSA Marseille, 151-171.

MARIE R., DENOY I., GRILLARD M., 1961. La Rizière expérimentale du Merle en 1960. *Bull. Inform. Rizic. France*, **73**, 9-25

MARIE R., 1962. Valeur agronomique du mutants induits chez le Riz *Oryza Sativa* L. *Eucarpia*, Paris 22 mai 1962 (sous presse).

MARIE R., 1962. A propos du clivage du riz en 1961. *Bull. Inform. Rizic. France*, **76**, 8-9.

MARIE R., DENOY I., GRILLARD M., 1962. La Rizière expérimentale du Merle en 1961. *Bull. Inform. Rizic. France*, **80**, 7-27.

MARIE R., 1962. Mutation induite et sélection chez le Riz (*Oryza sativa* L.) en France. Comm. 9e réunion CIR/FAO, New Delhi 11-16 déc. 1961. *Agron. trop.*, **11**, 963-968.

MARIE R., 1962. Génétique et Riziculture. *Journée du Riz*, Arles, 12-13 oct. 1962, éd. DSA, Marseille, 31-53.

TANAKA M., WADA J., 1955. Effects of low temperatures on blooming of rice plants seeded and transplanted lately. *Proc. Crop Sci. Soc. Jap.* 4.

ANNEXE I

LISTE DES VARIÉTÉS IMPORTÉES, PAR PROVENANCES, PAR ORDRE ALPHABÉTIQUE

1. Afrique équatoriale - 2 variétés Semées en collection en (1958)	Gong. Lehelle.
2 Agentine : 8 variétés (1955)	Chacarero.
(1958)	Japones gigante, Yamani, Victoria F. A., Victoria tardia, Panoja 1, Precosur, Cenit.
3. Birmanie - 4 variétés (1962)	Byatgale C 15-10, Kamakyi, Letywezin, Pindosein Emata.
4. Brésil - 5 variétés (1951)	Dourado Agulha, Iguape Agulha, Jaguari, Pérola, Pratao.
5. Bulgarie - 1 variété (1949)	Bulgare.
6. Cambodge - 4 variétés (1953)	K 146 Popey.
(1962)	Ampil, Sor Pranhap, Tong Sangker.
7. Chine - 2 variétés (1958)	Tchan Khoua Pei, Tchan Tchoun Yman.
8. Colombie - 17 variétés (1959)	Aleman, Americano Criollo, Canilla, Cepa blanca, Colina, Fortuna Mono, Maragon, Mono Barragan, Morelito, Pablo Montes, Palmira Mono, Perla Criollo, Papo, Recao blanco, Recao Mono, Secano Criollo, Turco Criollo.
9. Congo - 2 variétés (1960)	Toulou Oulé, Yangambi.
10. Corée - 2 variétés (1962)	Nongkwang, Paltal.
11. Costa-Rica - 1 variété (1954)	Berlin.
12. Cuba - 2 variétés (1959)	Cuba 65, Honduras Especial.
13. Égypte - 8 variétés (1958)	Agami Montachab 1, El Fino, Giza 14, Giza 26, Giza 35 (=Arabie), Nabatat Asmar, Nahda, Sabiny.
14. Espagne - 73 variétés (1948)	Alberique, Benlloch de Pals, Bomba, Colusa × Tremesino, Insen x Tremesino, Precoz Verde.
(1949)	Bombilla, Nano × Agostano, Precoz Chile, Sollana.
(1952)	Bombon, Colusa × Nano, (Kissin × Espagnol) × (Americano 1600 × Vialone Negro), et 45 lignées hybrides.
(1955)	Aragonés, Peregomil.
(1957)	Bombilla × Tremesino, Bombilla × Bombilla, Maragay, Sublime Precoz.

(1960).............	Alberique, Hananero, Honduras, (Insen × Tremesino) × Alberique, Tremesino.
(1962).............	Copi, D. H., Patro, Puebla Larga.
15. États-Unis d'Amérique -24 variétés	
(1954).............	Blue Bonnet 50, Blue rose, Zenith.
(1959).............	Bruin Sel. × Zenith, C. I. 8994 × Cody, Early Colusa 3, Gold Zenith, Lacrosse, Lady Wright, Nato, Sunbonnet, Toro.
(1961).............	Baszetze, Century Patna, Cody, Gulfrose, Magnolia, MOR 500.
(1962).............	Caloro, Caloro II, Calrose, Century Patna, Patna, PI 215 936.
16. Formose - 6 variétés (1962).............	Hsinchu 56, Kaohsiung 68, Taichung, Taichung 65, Taichnug 176, Taichung 179.
17. Grèce - 5 variétés (1962)	Glasse Kalamon, Kotroulis Prebezis, Ioanninon, Mauragani Prebezis, Triminitiko 1.
18. Guyane hollandaise - 15 variétés (1951)....	Oentoeng, Skrimankoti, Kreter, N° 79, D 110, D 79, D 52-37.
(1957)....	Skrivimankotti, VD 50156, VD 50188/8, 77-3-5-4-1, 77-4-4-5, 77-5-10-2, 80-3-1-6, 80-13-7-12.
19. Hongrie - 30 variétés (1951)	Banlaki, Dunghan Shali, Omirt 39, Omirt 210, Omirt 239, Vasarhelje.
(1956)	Kaka Gyongye, Szegedi Szakallas.
(1957)	D S 1.
(1958)	Ooba 694.
(1960)	Heureka, Kakai 26, Kakai 272/54, Kopancsi Resista, Neo Dunghan 1, Neo Dunghan 2, Neo Dunghan 3, Orki 1, Orki 2, Orki 3, Staniszlo 1, Staniszlo 2, Szelenyi 1742, Talizman, Varsanyhelyi.
(1962)	Dubovski 129, Linia 45, Szantacheskij 52, Uz Rosz 17, Uz Rosz 72.
20. Inde - 16 variétés (1956)	ADT 80.
(1961)	N° 6522, N° 6538.
(1962)	AKP4, ASD 5, China 1039, Chinsurah 35, Early Kolpi 70, GEB 24, HR 19, Kolamba 42 MTU 1, MTU 9, SLO 15, TKM 6, T 21 Chawl.
21. Iran - 7 variétés (1958)	Pure Sadri, White Sadri, Sadri Molai, Binam, Gharib, Tchampa.
(1959)	Makhsouce.
22. Italie - 103 variétés (1948)............	Adelaide Chiappelli, Agostano, Allorio, Americano 1600, Ardito, Asigliano, Balilla, Giuseppina Sampietro, Maratelli, N. 27, N. 124, N. 253, Oldenico, Originario, Precoce 6, Razza 77, Senatore Novelli, Sesia, Stirpe 136, Vialone, V. 11, V. 15, V. 16.
(1949)............	Arborio, Ardizzone, N. 115, N. 244, N. 249, N. 663, Oldenico, R. B.

(1951) Bellardone, Razza 253, Rizzotto.
(1952) Razza 82 (= Stirpe 82), Sancio P 6.
(1955) Balilla grana grossa, La Ferla, Pierrot, Precoce Corbetta, Precoce Rossi, Vialone Nano.
(1957) Amalia, Roverbella, Stirpe 97-53, Stirpe 165-49, Stirpe 47-53, San Domenico.
(1958) Balilla Triomphe Maroc, Baraggia, Olcenengo, Ronco.
(1959) Balocco, Carnaroli, Colosso, Ferraris, Franco Roncarolo, Giovanni Rossi, nouveau Rizzotto, San Giacomo, Trionfo.
(1960) Allorio 227, Fiorina, Nano, Precoce Corbetta 281, Precoce Monticelli, R. B. subaristé 1, R. B. subaristé 2, Roncarolo, San Rocco, Sâo Polo.
(1961) Arborio bianco, Arborio 111, Balilla grana grossa 155/8, Balilla grana grossa 158/11, Balilla grana grossa 163/12, Bernascone, Mutazione Arborio, Originario Lencino, Patna sel. précoce 491/60, Rizzotto 75/5, Rizzotto 76/6, Stirpe 92, Stirpe 154, Stirpe, 264, Stirpe 264/59, Stirpe 265, Stirpe, 271, Stirpe 305, Stirpe 334, Stirpe 405, Stirpe 462, Stirpe 567, Stirpe, 786, Trionfo Fassone 3, Trionfo Fassone 6, Trionfo Fassone 8, Trionfo Fassone 9, Trionfo Fassone 14, Varieta 15 × Criollo Chiriqua.
(1962) Italpatna 640, V. 266, V. 271, V. 638, V. 640.

23. Japon - 63 variétés (1950) Bansei Eiko, Eiko, Fuzisaka, Fuzisaka 5, Norin 1, Norin 20, Norin 33, Rikuu 132, Shirauki.
(1952) Asahi 1, Ayashi 1, Ginbozu Chusei, Mubo Aikoku, Norin 6, Norin 8.
(1954) Ishikari Shiroke, Kinugasa Wase, Thiroku, Wase Shirage.
(1955) Fukoku, Fuzisaka 1, Kinki 25, Konagemaru, Norin Mochi 5, Norin 9, Norin 11, Norin 28, Norin 36, Rikuto Norin 14, Sanuki Shinriki, Shinriki Mochi, Sinzan, Tamasari 1, Wase Ezosima Mochi 2.
(1957) Chusei Asahi, Ehime Swito, Kagoshima Hakamuri, Kameji, Kibiho, Kissin, Norin 25, Omachi, Rikuto Norin 1, Rikuto Norin 9, Rikuro Norin 11, Rikuto Norin 24.
(1958) Kinmaze, Norin 18, Norin 22, Norin 29, Norin 41, Oirase, Rikuto Norin 12, Rikuto Touhai Mohi 27, Senbon Asahi, Shin Ei, Towada, Toyohikari.
(1962) Ginbozu Bansei, Norin 17, Toyokuni.

24. Madagascar - 46 variétés (1948)...........	Hybride 41, Hybride 44, Kalila, Vary Kary, Vary Lava 16 A, Vary Lava 28, V. 15.
(1951)..........	Maladimena 747, Mamoriaka ailé, Monabé, n° 140, Soavina 702.
(1954).........	Alaotra n° 4, n° 51, n° 415, n° 453, n° 702.
(1958)..........	Bengaly, Kalila Nova, Kalila 50, Komojia, Mamoriaka, Telovolana, Tsimatianjia, Tsipala Ambalamanga, Tsipala Malandy, Tsipala Nossi-Be, Tsipala Pièce 19, Tsipala Pièce 56, Tsipala Rabé.
(1959)..........	Kalila Malandy, Kalila Mananika, Tsipala Maintirano.
(1960)............	Ali Combo 1583, Fandrampotsy 104, Kalila Malandy 99, Mahia 118, Makalioka 34, Makalioka 752, Makalioka 823, N° 1300, N° 1326, Rojofotsy 1285, Vary Lava 16, Vary Lava 1302, Vary Lava 1303.
25. Malaisie - 2 variétés (1954)................	Taichu 65.
(1962)................	Radin Kling.
26. Niger - 5 variétés (1961)..................	De Gaulle, Dissi, D 52-37, Gambiaka, Sornavary.
27. Pakistan de l'Est - 16 variétés (1962)......	Batak Boro, Charnock, Indrasail, Jessobalam Jhingasail, Kataktara, KPF 6, Lakhya Boro, Lataisaïl 1, Latisaïl 2, Naizersail, Panbira, Patnai, Patnai 23, Tepi Boro, Tupa Boro.
28. Pérou - 9 variétés (1961)..................	Chiclayo, (Fortuna × Minagra 1) 61, Lambayeque 1, Mas, Minabir 1, Minabir 2, (Minabir 1 × Siam Garden) 55, Minagra 2, Siam Garden.
29. Philippines - 12 variétés (1961)...........	Ac 440 Dr 260, BE 3, FB 76, Intan, Malaman, Peta, Raminad Str. 3, SK 36 Str. 482, Tjahaja, Tjeremas.
(1962)...........	Azucena, Dinalaga.
30. Portugal - 12 variétés (1954)..............	Alorna, Arroz da Terra, Arroz da Terra de nos escuros, Lusitano.
(1957)..............	Chinês, Espanhol, Ponta Rubra.
(1958)..............	Rajado, Preto Rajado, Amarelo.
(1962)..............	Chinês VS l. 8/56, S. 102-2.
31. République Dominicaine - 2 variétés (1961)..	DB sél. 2017, R. sél. 6384.
32. Sénégal - 4 variétés (1962)................	D 52-37, Dissi hâtif, RT 80, RT 2015.
33. Sierra Leone - 4 variétés (1962)...........	BG 79, D 99, Lead 35, Toma 112.
34. Soudan - 1 variété (1954)...................	Kassaba Kourouni.
35. Thailande - 8 variétés (1951)..............	Tunsart.
(1961)..............	Chianung 280, Chianan 8, Nahng Mon S-4, Neang Mau K 149, Leb Mue Nahng 111, Leuang Rahaeng 8, Taichung 71.
36. U. R. S. S. - 55 variétés (1957)...........	Bely Skoms, Kendzo, Malovodotrebovatelny 28-42, Severnii B 101, Uz Ros 7-13, Uz Ros 7-269, Uz Ros 275.
(1958)	Arpa Shalis, Karaki Shalis.

(1962)...........	Ambarbu Belyj, Arpa Saly, Azerbaïdjan 1528, Azerbaidjan 3214, Azerbaidjan 3351, Azerbaidjan 3392, Az Ros 637, Az Ros 1646, Bei Hai Dee, Belyj Skoms, Buri Murdli, Celeaj, Cernyj, China 3804, Dungan Saly, DV Ros 215, India 1341, India 1347, India 1359, Jezyl-Saly, Kendzo 3671, Kochri PMF 42, Korea 2412, Krasnodarskij 3352, Krihana ruda (= A B 33A), Kubanskij 140, Kyrmyzy, Piemontese Bertone, Pioner 320, Primorskaya 694 Primorskaya 3964, Primorskaya noir 911, Primouskij 7, Rara Kyltyk, Rara Myrza, Razahi Saly, Sadri 3268, Sasri Masallinskij, Severnyj B 101, USA 1738, Uz Ros 269, Uz Ros 275, Uz Ros 770, Vialone 2880, V Ros 213, Zolotyje Vshody.
37. Viet-Nam - 10 variétés (1951)............	Samo, Lua Ba Giang.
(1953)............	Nêp Phât, Nêp de Trois Mois, Tau Huong Lua Phât.
(1961)............	Doc Phung Lun A, Cadung Ket, Soc Nau, Ve Vang.
38. Yougoslavie - 7 variétés (1957)...........	Staro Sémé, Yougoslavie nº 10, nº 51, nº 62, nº 69, Zagreb nº 22, Zagreb nº 25.

ANNEXE II

BILAN DES CROISEMENTS RÉALISÉS PAR LA STATION

Les qualités principales des géniteurs employés figurent entre crochets, selon le code suivant :

CC	cycle court
GC	grain cristallin
GL	grain long
FT	fort tallage
PE	productivité élevée
PF	panicule fournie
RE	résistance à l'égrenage
RV	résistance à la verse
TC	tige courte

1949

Balilla 2 × Balilla à péricarpe rouge 1	croisements expérimentaux pour étude génétique
Balilla à péricarpe rouge 1 × Sesia	
Balilla à péricarpe rouge 2 × Sesia	
Balilla 1 × Senatore Novelli 19	(RV, PE × GC, GL)
Sesia × Allorio 46	(RV, GL, GC × CC, GC)

1950

Balilla 1 × Allorio 46	(RV, PE × GC, CC)
Stirpe 136-2 × Senatore Novelli 19	(PE, RE × GL, GC)

1951

Adélaïde Chiappelli × Norin 20	(CC, GL × CC, TC, GC, RE)
Sesia × Stirpe 136-1	(GC, GL, TC × PE, RE)
Stirpe 136-2 × Sesia	(PE, RE × GC, GL, TC)
Senatore Novelli 19 × Balilla 1	(GC, GL × PE, RV)

1952

Bellardone × Norin 20	(CC, GC × CC, TC, GC, RE)
Balilla 28 × Eiko	(PE, RV × CC, TC, GC, RE)
Americano 1600-8 × Eiko	(PE, GC, × CC, TC, GC, RE)
Sesia × Eiko	(GC, GL, TC × CC, TC, GC, RE)

1953	
Nano-Agostano × Stirpe 136-7	(CC, TC × PE, RE)
Rinaldo Bersani × Nano-Agostano	(GL × CC, TC)
Nano Agostano × Rinaldo Bersani	(CC, TC × GL)
Balilla 28 × Bellardone	(PE, RV × CC, GC)
Nano-Agostano × Razza 77-21	(CC, TC × GL)
Razza 77-21 × Norin 1	(GL × CC, TC, GC, RE)
Arborio × Nano-Agostano	(GL × CC, TC)
Fuzisaka × Razza 77-21	(FT, TC, GC × GL)
Nano-Agostano × Arborio	(CC, TC × GL)
Fuzisaka × Rinaldo Bersani	(FT, GC, TC × GL)
1954	
(Balilla à péricarpe rouge × Sesia) G × Stirpe 136-7	(PE, RV × PE, RE)
(Balilla à péricarpe rouge × Sesia) Z × Stirpe 136-7	(PE, RV × PE, RE)
(Balilla 1 × Senatore Novelli 19) × Balilla p. r. × Sesia) G	(PE, RV × PE, RV)
1955	
(Balilla p. r. × Sesia) Z × (Sesia × Allorio 46)D	(PE, RV × CC, GC)
Stirpe 136-7 × (Balilla p. r. × Sesia) Z	(PE, RE × PE, RV)
(Balilla p. r. × Sesia) G × Razza 82-3	(PE, RV × GL, GC)
(Stirpe 136-2 × Senatore Novelli 19) J × Stirpe 136-7	(PE, RE × PE, RE)
1956	
(Balilla p. r. × Sesia) P × Stirpe 136-7	(FT, TC × PE, RE)
Razza 82-3 × (Sesia × Allorio 46) D	(GL, GC × CC, GC)
Balilla à gros grain 3 × (Sesia × Allorio 46) D	(PE, RV × CC, GC)
Stirpe 136-7 × (Sesia × Allorio 46) D	(PE, RE × CC, GC)
Varieta 16 × Maratelli	(GC, FT × CC, PE)
1957	
Balilla 28 × Precoce Corbetta 5	(PE, RV, CC, PE)
1958	
(Stirpe 136-2 × Senatore Novelli 19) J × (Sesia × Allorio 46)E	(PE, RE × CC, GC)
(Sesia × Allorio 46) E × (Stirpe 136-2 × Senatore Novelli 19) J	(CC, GC × PE, RE)
Dans Quarantadue × (Sesia × Allorio 46) E	(PE, RE × CC, GC)
Dans Uz Ros 7-269 × (Stirpe 136-2 × Senatore Novelli 19) J	(PE, CC × PE, RE)
1959	
(Sesia × Stirpe 136-1) C × White Sadri 1	(PE, RE × GL, GC)
Balilla 28 × White Sadri 2	(PE, RV × GL, GC)
(Sesia × Allorio 46)E × White Sadri 1	(CC, GC × GL, GC)
White Sadri 1 × (Balilla p. r. × Sesia) O	(GL, GC × FT, TC, RV)
White Sadri 2 × Balilla 28	(GL, GC, × PE, RV)
Panoja 1 × (Balilla p. r. × Sesia) O	(CC, P F, × FT, TC, RV)
(Sesia × Allorio 46) E × Soudan	(CC, GC, CC × GC).

Soudan × (Sesia × Allorio 46)E	(CC, GC × CC, GC)
Balilla 28 × (Stirpe 136-2 Sesia)K	(PE, RV × PE, GL, RE)
(Sesia × Allorio 46) E × (Sesia × Stirpe 136-1) C	(CC, GC, × PE, RE)

1960

(Balilla p. r. × Sesia) O × Vary Lava 15	(FT, TC, RV × GL, GC)
(Balilla 1 × Allorio 46) H × Arroz da Terra	(CC, PE × CC, FT)
(Ballila 1 × Allorio 46) H × Vary Lava 1303	(CC, PE × GL, GC)
Césariot × Vary Lava 1303	(CC, GC × GL, GC)
Césariot × Ali Combo	(CC, GC, × GL, GC)
Nano × Ali Combo	(TC, FT × GL, GC)
San Giacomo × Césariot	(CC, GL, GC × CC, GC)
Sesia Vercelli × Ferraris	(GL, TC, GC × PE, PF)
(Stirpe 136-2 × Senatore Novelli 19) J × Vary Lava 1303	(PE, RE × GL, GC)
White Sadri × Césariot	(GL, GC × CC, GC)
(Stirpe 136-2 × Senatore Novelli 19) J × Makhsouce 2	(PE, RE × GL, GC)

1961

Nano × Sesia Vercelli	(TC, FT × GL, GC, TC)
(Balilla 1 × Allorio 46) H × (Arlésienne × Stirpe 136-7) C	(CC, PE × GL, RE, PE, PF)
Balilla 28 × mutant Allorio Lambda...........	(PE, RV × TC, GC)
(Balilla 1 × Allorio 46) H × Balilla A	(CC, PE × PE, RV)
Mutant Allorio Lambda × Balilla A	(TC, GC × PE, RV)
(Arlésienne × Stirpe 136-7) C × (Kakagyongye ..	(GL, RE, PE, PF × CC, PE)
Césariot × Panoja 1	(CC, GC, × CC, PF)
Césariot × (Sesia × Stirpe 136-1) C............	(CC, GC × PE, RE)
Roncarolo précoce 1 × Précoce Monticelli	(CC, PE × CC, PE)
(Sesia × Stirpe 136-1)C × mutant RB mutique ..	(PE, RE × GL)
Nano × Rinaldo Bersani.....................	(TC, FT × GL)
(Balilla 1 × Allorio 46) H × (Balilla 28 × Eiko) ..	(CC, PE × CC, GC, TC)
(Balilla 28 × Eiko) × (Balilla 1 × Allorio 46) H..	(CC, GC, TC × CC, PE)
Mutant Stirpe 136-7 violet × mutant RB mutique	(PE, RE × GL)
Mutant Allorio Lambda × mutant Allorio Thêta.	(TC, GC × TC, GC, FT)
Mutant Allorio Thêta × mutant Allorio Lambda.	(TC, GC, FT × TC, GG)

1962

Maratelli × Shin Ei	(CC, PE × TC, PE)
Arborio Césariot	(GL, CC × CC, GC)
Mutant RB mutique double nain × mutant RB mutique	(TC, GL × GL)
Mutant Allorio Lambda × Allorio 11..........	(TC, GC × CC, GC)
Césariot × Rinaldo Bersani...................	(CC, GC × GL)
Césariot × mutant RB mutique	(CC, GC × GL)
Mutant Allorio Chi × Allorio 11	(TC, GC, × CC, GC)
(Sesia × Stirpe 136-1) C × (Stirpe 136-2 × Sesia) K	(PE, RE × PE, GL, RE)
Rizzotto 75 × mutant RB mutique...........	(FT, PE, × GL)
Mutant Allorio Lambda × mutant Allorio Chi ..	(TC, GC, × TC, GC)

Ann. Amélior. Plantes, 1963, **13** (3), 221-252

LES RELATIONS ENTRE LES ESPÈCES CULTIVÉES DU GENRE *BRASSICA* ET LES POSSIBILITÉS D'AMÉLIORATION DU COLZA (*BRASSICA NAPUS* L. VAR. *OLEIFERA* METZGER) AU MOYEN DE CROISEMENTS INTERSPÉCIFIQUES

J. MORICE

Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, Versailles (Seine-et-Oise)

SOMMAIRE

Dans cette mise au point bibliographique, tous les travaux qui touchent aux différents problèmes posés par l'amélioration du Colza au moyen de croisements interspécifiques sont passés en revue. Les relations entre les espèces du genre *Brassica* sont précisées à l'aide des nombreuses études de cytogénétique faites sur ce genre depuis quarante ans. L'obtention de colzas synthétiques et les résultats que l'on peut espérer en tirer sont discutés en fonction des croisements effectués et des hybrides déjà obtenus par d'assez nombreux auteurs. Enfin, la question de la synthèse d'espèces hexaploïdes jusqu'à présent assez peu étudiée, parce que d'application pratique moins évidente et moins immédiate, est abordée.

INTRODUCTION

Les études de cytogénétique commencées chez le genre *Brassica* il y a près de quarante ans par des auteurs russes et, un peu plus tard, par plusieurs cytologistes japonais ont permis d'éclaircir progressivement la confusion qui régnait dans la systématique de ce genre. Les relations entre les espèces sont apparues assez rapidement à la suite de nombreux croisements interspécifiques et des observations cytologiques faites en particulier sur les méioses des hybrides obtenus. Depuis quelques années, des croisements assez nombreux ont été effectués afin d'obtenir des formes synthétiques des espèces amphidiploïdes utilisables pour la sélection. YARNELL a présenté en 1956 une revue bibliographique très complète concernant la cytologie et la génétique des Crucifères cultivées. Mais contrairement à ce que nous

voulons faire ici, il l'a fait sans tenir compte d'un objectif déterminé ou de l'orientation possible d'un travail, citant sous diverses rubriques à peu près tout ce qui a été écrit sur les sujets passés en revue. C'est d'ailleurs ce qui donne à son article une valeur plus générale et le rend très utile à davantage de généticiens ou de sélectionneurs. On trouve aussi dans le livre de Singh (1958) sur les Crucifères oléagineuses cultivées en Inde quelques chapitres assez bien documentés sur ces problèmes. Résumant et complétant la liste d'articles cités par Yarnell, Davey (1959) discute les relations entre espèces ainsi que les phénomènes d'auto-incompatibilité en fonction de leur application à la sélection. Enfin, Olsson (1960), à propos de l'obtention de *Brassica napus* L. et *Brassica juncea* Coss. synthétiques, cite une bibliographie assez importante au sujet des divers problèmes posés par la synthèse de ces amphidiploïdes.

Il était inévitable, et d'ailleurs très profitable, pour la mise au point que nous faisons ici, d'emprunter aux quelques auteurs que nous venons de mentionner, et plus particulièrement à Olsson en ce qui concerne les caractéristiques des colzas synthétiques. Cette revue bibliographique ne prétend donc pas apporter d'éléments nouveaux et personnels à l'importante masse de renseignements qui existe sur ce sujet. Il s'agit simplement de mettre ces renseignements en ordre suivant une orientation particulière et de discuter, en fonction des connaissances acquises dans divers domaines, de la possibilité d'utiliser les croisements interspécifiques dans la sélection du Colza et des meilleurs moyens à employer pour cela. Il n'est peut-être pas inutile non plus de présenter en langue française, d'une façon assez détaillée, les relations qui existent entre les espèces du genre *Brassica*. Ces relations sont certes établies depuis assez longtemps mais peuvent paraître encore obscures, car une grande confusion existe souvent dans les ouvrages de botanique n'ayant pas suivi les progrès de la génétique.

I. — LES RELATIONS GÉNÉTIQUES ENTRE LES ESPÈCES DU GENRE *Brassica*

1) ÉTUDES CYTOGÉNÉTIQUES ET SYSTÉMATIQUE DU GENRE *Brassica*

Les Crucifères cultivées, et notamment celles qui appartiennent au genre *Brassica*, ont fait l'objet de nombreuses études cytogénétiques. Dès 1922, Karpechenko a déterminé les nombres chromosomiques de plusieurs espèces et de nombreux auteurs les ont confirmés ou précisés depuis. Ces travaux ont permis de mettre de l'ordre dans la systématique du genre qui est restée pendant longtemps assez confuse. La cytologie et l'étude des croisements interspécifiques ont conduit à grouper ou séparer des plantes que les seules observations morphologiques menaient à classer dans des espèces différentes ou, au contraire, à ranger sous le même nom. En effet, la différenciation à l'intérieur des espèces s'est parfois manifestée par la constitution de séries présentant des variations parallèles et certains types appartenant à des espèces différentes peuvent se ressembler davantage que des types appartenant à la même espèce. Les formes cultivées peuvent maintenant se classer dans sept espèces principales correspondant chacune à un nombre de chromosomes particulier ($n = 8, 9, 10, 12, 17, 18, 19$ chromosomes). Ces espèces ont elles-mêmes

été divisées en un certain nombre de sous-espèces ou variétés botaniques suivant les auteurs. On peut donc admettre que les divers types de *Brassica* sont maintenant classés convenablement au point de vue systématique. Cependant, si cette classification est généralement admise, il subsiste encore des opinions différentes quant aux noms botaniques à attribuer à certains types. Et SINSKAIA (1960), voulant faire intervenir dans la systématique de *Brassica napus* L. et *Brassica campestris* L. la phylogénie supposée des différents types, scinde ces deux espèces en plusieurs suivant qu'il s'agisse de formes oléagineuses ou à racines, de types d'hiver ou de printemps. Ce remaniement qui complique la systématique du genre ne s'appuie pas sur des raisons suffisantes pour devoir s'imposer.

Le tableau 1 donne une liste des principales variétés botaniques de *Brassica* classées par espèces suivant leur nombre chromosomique.

TABLEAU I

Liste des principales espèces et variétés de Brassica *d'après* YARNELL (1956) SINGH (1958), OLSSON (1954 *b*)

Nombre de chromosomes (*n*)	Espèces	Variétés botaniques	Noms vernaculaires
8	*B nigra* KOCH.		Moutarde noire
9	*B. alboglabra* BAILEY		Chou sauvage chinois
	B. oleracea L.	*silvestris* L.	Chou sauvage
		acephala D. C.	Choux fourragers (chou vert, chou branchu, chou cavalier)
		botrytis L.	Chou-fleur, chou-fleur-brocoli
		gapitata L.	Chou pommé
		fimbriata MILL.	Chou frisé non pommé
		gemmifera D. C.	Chou de Bruxelles
		gongylodes L.	Chou-rave
10	*B. campestris* L.	*oleifera* METZG.	Navette
		rapifera METZG.	Navet, rave
		ghinensis (L.) MAKINO	Pak-choi, moutarde chinoise, moutarde céleri
		pekinensis (LOUR) OLSSON	Pet-sai, chou chinois
		perviridis BAILEY	Moutarde-épinard
		narinosa (BAILEY) OLSSON	
		nipposinica (BAILEY) OLSSON	Moutarde frisée
		dichotoma (ROXB) OLSSON	Toria
		trilocularis (ROXB) OLSSON	Sarson à graines jaunes
17	*B. carinata* A. Br.		Moutarde d'Abyssinie
18	*B. juncea* COSS.		Moutarde brune
19	*B. napus* L.	*oleifera* METZG.	Colza
		rapifera METZG.	Rutabaga, chou-navet
		(*pobularia* D. C. REICHB.)	(Colzas fourragers d'hiver, types tardifs)
12	*B. alba* RABENH.		Moutarde blanche

Il règne encore un peu de confusion dans les noms vernaculaires français ou étrangers.

Ainsi, à côté des vrais choux de l'espèce *Brassica oleracea* L. ($2n = 18$), il existe un chou chinois (Chinese cabbage) qui appartient en réalité au groupe de *B. campestris* L. ($2n = 20$). Ce nom de chou chinois est aussi attribué à un véritable type sauvage de chou que l'on rencontre en Asie orientale, *B. alboglabra* BAILEY (Chinese kale). Quant au chou-navet qui est un *B. napus* L. ($2n = 38$), donc un rutabaga à chair blanche, le mot double qui le désigne peut à la rigueur passer pour représenter son origine, puisque ce type est justement issu d'un croisement entre chou et navet. Par contre, le chou-rave est un véritable chou à tige renflée. D'autre part, le terme anglais « kale » désigne à la fois des choux de la variété ou sous-espèce *acephala*, c'est-à-dire des choux fourragers, et certains types de *B. napus* L. qui sont des colzas fourragers d'hiver feuillus et tardifs (Rape kale, Hungry Gap kale, Asparagus kale par exemple).

De même sont appelées moutardes, à côté des vraies moutardes appartenant aux espèces *B. nigra* KOCH, *B. juncea* COSS, *B. alba* RABENH, certaines variétés potagères de *B. campestris* L., cultivées en Extrême-Orient.

Enfin, le mot anglais « rape » ne désigne pas toujours uniquement le colza, mais représente fréquemment (au Canada et en Asie en particulier) toutes les formes oléagineuses de *B. napus* L. et *B. campestris* L.

Le genre *Brassica* contient aussi un certain nombre d'espèces sauvages qui ont été jusqu'à présent beaucoup moins étudiées du point de vue cytogénétique et dont les relations avec les espèces cultivées sont mal connues ou très hypothétiques. Le tableau 2 donne une liste de quelques-unes de ces espèces avec leurs nombres chromosomiques. *Brassica tounefortii* GOUAN qui a le même nombre de chromosomes que *B. campestris* L. est une espèce d'origine indienne que l'on rencontre aussi dans les régions méditerranéennes. Son aspect morphologique très différent et l'impossibilité de le croiser avec aucune des variétés de *B. campestris* L. font qu'il est considéré comme une espèce différente (MOHAMMAD et SIKKA, 1940 ; OLSSON, 1954 *b*).

TABLEAU 2

Espèces sauvages de Brassica

Espèces	Nombre de chromosomes
B. kaber D. C.	$n =$ 9
B. tournefortii GOUAN	10
B. elongata EHRH	11
B. monensis L	12
B. wrightii	12
B. cheiranthus VILL	24
B. adpressa BOISS	
B. Richeri	

On peut remarquer que la plupart des espèces que l'on rangeait autrefois dans le genre *Sinapis* sont maintenant classées dans le genre *Brassica*. Ceci est vrai depuis

assez longtemps pour la moutarde noire et la moutarde brune que des relations génétiques étroites unissent aux autres espèces cultivées de *Brassica*. En ce qui concerne la moutarde blanche, *B. alba* RABENH, et la sanve, *B. kaber* D. C., l'apparentement génétique semble beaucoup moins évident. *Brassica kaber* D. C. se croise difficilement mais peut parfois donner des graines dans les croisements avec *B. oleracea, B. campestris, B. nigra, B. carinata, B. juncea* (TURESSON et NORDENSKIÖLD, 1943 ; OLSSON, 1949 ; MIZUSHIMA, 1950 a et b). Par contre, la moutarde blanche ne se croise ni avec ces six espèces ni avec la sanve.

2) RELATIONS GÉNÉTIQUES ENTRE LES ESPÈCES DU GENRE *Brassica*

L'étude cytologique de nombreux hybrides interspécifiques, effectuée principalement par des cytologistes japonais aux environs de 1930, a permis de définir les relations génétiques entre les espèces de *Brassica*. MORINAGA (1929, 1931, 1933, 1934) a établi l'homologie existant entre les divers génomes par l'observation des appariements de chromosomes à la méiose des hybrides entre espèces à nombre élevé de chromosomes ($n = 17$, 18, 19) et à faible nombre ($n = 8$, 9, 10). Le tableau 3 donne quelques exemples d'appariements chromosomiques observés par divers auteurs chez de tels hybrides interspécifiques et indique les génomes en jeu dans chacun des croisements.

U (1935), confirmant les relations entre espèces établies par MORINAGA, les schématise de la façon suivante :

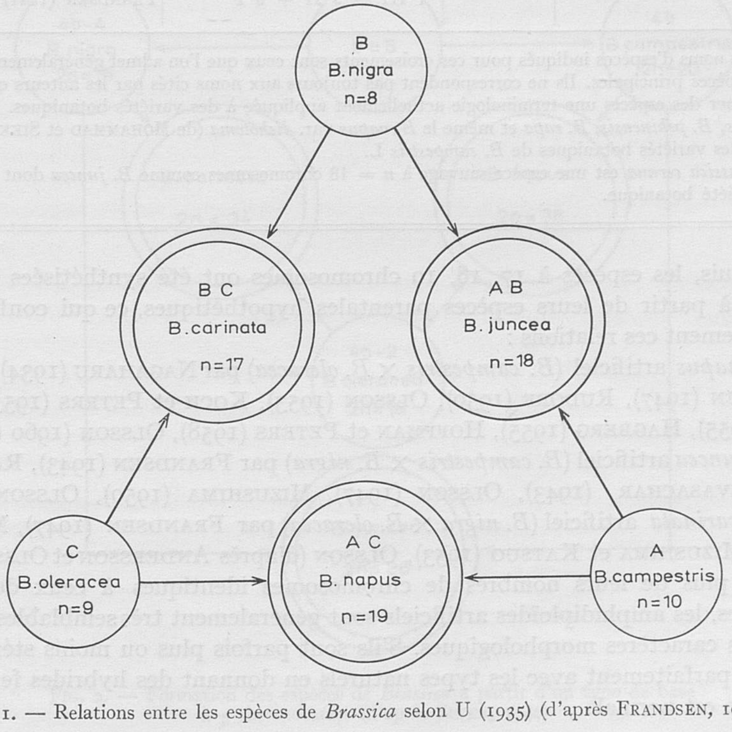


FIG. 1. — Relations entre les espèces de *Brassica* selon U (1935) (d'après FRANDSEN, 1943)

TABLEAU 3

Appariement des chromosomes à la méiose des hybrides interspécifiques

Croisements [1]	Hybrides	Comportements méiotiques	Auteurs
B. carinata × *B. nigra* n = 17 (BC) n = 8 (B)	$2n$ = 25 BBC	8 II + 9 I	U (1935), MIZUSHIMA (1944 *b*)
B. carinata × *B. oleracea* n = 17 (BC) n = 9 (C)	$2n$ = 26 BCC	9 II + 8 I	U (1935), KARPECHENKO (1937), MIZUSHIMA (1950)
B. carinata × *B. alboglabra* n = 17 (BC) n = 9 (C)	$2n$ = 26 BCC	9 II + 7 I (perte d'un chromosome)	MORINAGA (1933)
B. juncea × *B. nigra* n = 18 (AB) n = 8 (B)	$2n$ = 26 ABB	8 II + 10 I	MORINAGA (1934), RAMANUJAN et SRINIVASACHAR (1943), MIZUSHIMA (1950)
B. cernua [2] × *B. nigra* n = 18 (AB) n = 8 (B)	$2n$ = 26 ABB	8 II + 10 I	MIZUSHIMA (1950)
B. juncea × *B. campestris* n = 18 (AB) n = 10 (A)	$2n$ = 28 AAB	10 II + 8 I	SIKKA (1940), MOHAMMAD et SIKKA (1941), RAMANUJAN et SRINIVASACHAR (1943),
		1 IV + 9 II + 6 I	SIKKA (1940)
B. cernua × *B. campestris* n = 18 (AB) n = 10 (A)	$2n$ = 28 AAB	10 II + 8 I	MORINAGA (1929 *b*), MIZUSHIMA (1950)
B. napus × *B. oleracea* n = 19 (AC) n = 9 (C)	$2n$ = 28 ACC	0-5 III + 9-4 II + 10-5 I	U (1935)
B. napus × *B. campestris* n = 19 (AC) n = 10 (A)	$2n$ = 29 AAC	10 II + 9 I	MORINAGA (1929 *a*), SASAOKA (1939), U (1935), MIZUSHIMA (1944 et 1950)
		0-3 III + 12-7 II + 0-7 I	CATCHESIDE (1934)
		1 III + 9 II + 8 I	FRANDSEN (1941)

(1) Les noms d'espèces indiqués pour ces croisements sont ceux que l'on admet généralement maintenant pour les espèces principales. Ils ne correspondent pas toujours aux noms cités par les auteurs qui ont utilisé pour désigner des espèces une terminologie actuellement appliquée à des variétés botaniques. Par exemple, *B. chinensis*, *B. pekinensis*, *B. rapa* et même le *B. napus* var. *dichotoma* (de MOHAMMAD et SIKKA, 1941) sont en réalité des variétés botaniques de *B. campestris* L.

(2) *Brassica cernua* est une espèce sauvage à n = 18 chromosomes comme *B. juncea* dont elle ne serait qu'une variété botanique.

Depuis, les espèces à 17, 18, 19 chromosomes ont été synthétisées à diverses reprises à partir de leurs espèces parentales hypothétiques, ce qui confirme ainsi définitivement ces relations :

B. napus artificiel (*B. campestris* × *B. oleracea*) par NAGAHARU (1934), U (1935), FRANDSEN (1947), RUDORF (1950), OLSSON (1953), KOCH et PETERS (1953), OLSSON et al. (1955), HAGBERG (1955), HOFFMAN et PETERS (1958), OLSSON (1960 *b*).

B. juncea artificiel (*B. campestris* × *B. nigra*) par FRANDSEN (1943), RAMANUJAN et SRINIVASACHAR (1943), OLSSON (1947), MIZUSHIMA (1950), OLSSON (1960 *a*).

B. carinata artificiel (*B. nigra* × *B. oleracea*) par FRANDSEN (1947), MIZUSHIMA (1950), MIZUSHIMA et KATSUO (1953), OLSSON (d'après ANDERSSON et OLSSON, 1959).

En plus de leurs nombres de chromosomes identiques à ceux des espèces naturelles, les amphidiploïdes artificiels sont généralement très semblables à celles-ci par leurs caractères morphologiques. S'ils sont parfois plus ou moins stériles, ils se croisent parfaitement avec les types naturels en donnant des hybrides fertiles dont la méiose est normale.

3) ORIGINE COMMUNE DES ESPÈCES ÉLÉMENTAIRES

Les espèces élémentaires elles-mêmes (*B. nigra, B. oleracea, B. campestris*) auraient une origine commune. Elles seraient des autotétraploïdes formés à partir d'une même espèce hypothétique de base aujourd'hui disparue, tétraploïdes ayant pu soit perdre des chromosomes, soit au contraire en acquérir de surnuméraires au cours des méioses irrégulières avant leur stabilisation. Cette origine polyploïde a été établie par divers auteurs à la suite des appariements secondaires observés aux métaphase et anaphase de la méiose.

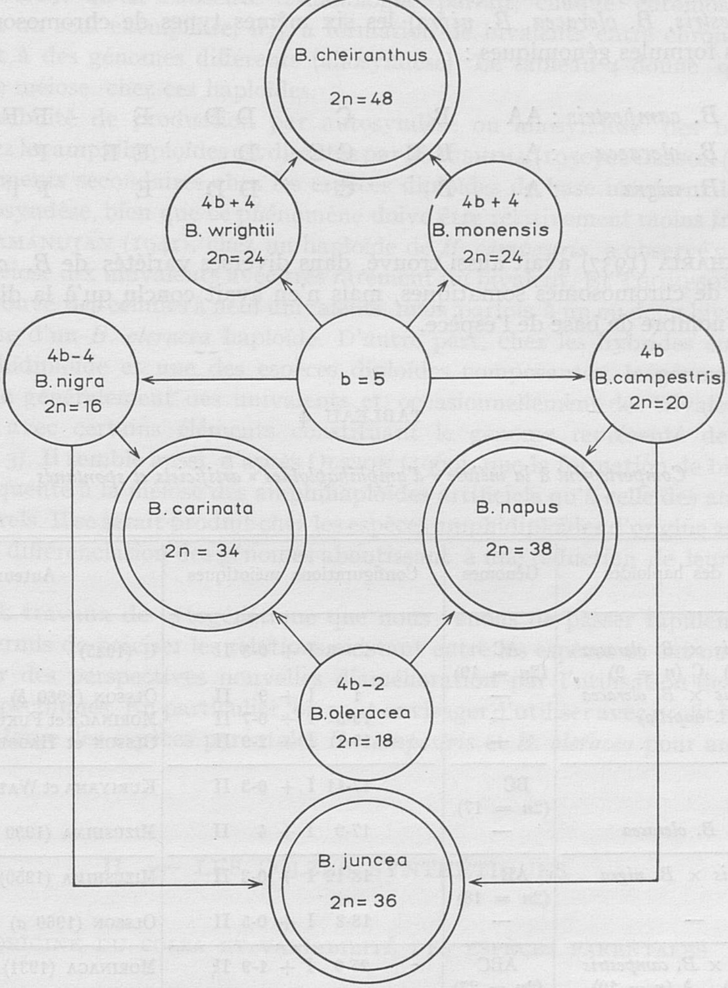


FIG. 2. — Formation des espèces de *Brassica* à partir d'un type de base à 5 chromosomes (d'après SIKKA, 1940)

Ainsi, CATCHESIDE (1934) admet pour le navet (*B. campestris*, $2n = 20$) un nombre de base de six chromosomes. Le nombre d'appariements secondaires chez le chou (*B. oleracea* $2n = 18$) lui fait conclure au même nombre de base, trois des six chromosomes se trouvant en un seul exemplaire et trois en double (CATCHESIDE, 1937). ALAM (1936), en étudiant diverses variétés asiatiques de *B. campestris* arrive à la même conclusion, ainsi que HAGA (1938) après une étude cytologique de *B. nigra*, *B. oleracea*. *B. juncea*. Par contre, SIKKA (1940 *a* et *b*), déduisant en particulier l'origine tétraploïde de *B. nigra* de la présence de quatre nucléoles et quatre satellites, ramène le nombre de base du genre à cinq en observant aussi les méioses de trois espèces sauvages : *B. monensis* L. ($2n = 24$), *B. wrightii* ($2n = 24$), *B. sinapistrum* BOISS. (= *B. kaber* D. C. $2n = 18$). Il représente par le schéma suivant la formation des différentes espèces (fig. 2).

RÖBBELEN (1960 *b*) distingue dans chacune des trois espèces qu'il a étudiées (*B. campestris*, *B. oleracea*, *B. nigra*) les six mêmes types de chromosomes et en déduit les formules génomiques :

B. campestris :	AA	B	C	D D	E	F F
B. oleracea :	A	B B	C C	D	E E	F
B. nigra :	A	B	C	D D	E	F F

RICHHARIA (1937) avait aussi trouvé, dans diverses variétés de *B. campestris*, six types de chromosomes somatiques, mais n'en avait conclu qu'à la difficulté de définir le nombre de base de l'espèce.

TABLEAU 4

Comportement à la méiose « d'amphihaploïdes » artificiels et spontanés

Nature des haploïdes	Génomes	Configurations méiotiques	Auteurs
B. campestris × *B. oleracea* A ($n = 10$) C ($n = 9$)	AC ($2n = 19$)	19- 3 I + 0-8 II	U (1935)
B. campestris × *B. oleracea*	—	1 I + 9 II	OLSSON (1960 *b*)
B. napus (*B. napella*)	—	19-5 I + 0-7 II	MORINAGA et FUKUSHIMA (1933)
B. napus	—	15-1 I + 2-9 II	OLSSON et HAGBERG (1955)
B. carinata	BC ($2n = 17$)	17-11 I + 0-3 II	KURIYAMA et WATANABE (1955)
B. nigra × *B. oleracea*	—	17-9 I + 4 II	MIZUSHIMA (1950 *a*)
B. campestris × *B. nigra*	AB ($2n = 18$)	18-12 I + 0-3 II	MIZUSHIMA (1950)
—	—	18-8 I + 0-5 II	OLSSON (1960 *a*)
B. carinata × *B. campestris* BC ($n = 17$) A ($n = 10$)	ABC ($2n = 27$)	25-9 I + 1-9 II	MORINAGA (1931)
—	—	25-9 I + 1-9 II	MIZUSHIMA (1944)

Toutes ces considérations sur le nombre de chromosomes de l'espèce ancestrale ayant participé à la constitution du genre *Brassica* sont en réalité assez théoriques, et la signification des associations secondaires dans l'évolution des espèces n'est ni très claire, ni très solidement établie. Si l'on en est réduit aux hypothèses quant à la nature de cette espèce de base et à la formation des formes actuelles, il semble incontestable que les espèces qui possèdent 8, 9, 10 chromosomes et, à plus forte raison, leurs amphidiploïdes aient une origine commune.

Il existe en effet une affinité faible mais certaine entre les trois génomes A, B, C dans les croisements interspécifiques. Ces croisements, quand ils sont effectués entre géniteurs diploïdes, conduisent en quelque sorte à synthétiser les espèces « digénomiques » au niveau haploïde (amphihaploïdes). Les observations faites sur les méioses de tels hybrides, ainsi que sur les méioses d'haploïdes spontanés trouvés dans la nature, montrent qu'en l'absence d'homologue parfait, chaque chromosome se trouvant en un seul exemplaire, il y a formation de bivalents entre chromosomes appartenant à des génomes différents (allosyndèse). Le tableau 4 donne quelques exemples de méiose chez ces haploïdes.

La possibilité de production par autosyndèse ou allosyndèse des bivalents observés chez les amphihaploïdes est discutée par MIZUSHIMA (1950) et OLSSON (1960 *a*). Les appariements secondaires chez les espèces diploïdes de base montrent la possibilité d'autosyndèse, bien que ce phénomène doive être relativement moins fréquent. En effet, RAMANUJAN (1941), chez un haploïde de *B. campestris*, a observé normalement à la méiose dix univalents avec très rarement un bivalent. Et THOMPSON (1956) a surtout trouvé des cellules à neuf univalents, mais parfois à un ou deux bivalents à la métaphase d'un *B. oleracea* haploïde. D'autre part, chez les hybrides entre une espèce amphidiploïde et une des espèces diploïdes composantes, le génome différentiel forme généralement des univalents et, occasionnellement des trivalents par allosyndèse avec certains éléments constituant le génome représenté deux fois (cf. Tableau 3). Il semble aussi, d'après OLSSON (1960), que la formation de bivalents soit plus fréquente à la méiose des amphihaploïdes artificiels qu'à celle des amphihaploïdes naturels. Il se serait produit chez les espèces amphidiploïdes d'origine ancienne une certaine différenciation des génomes aboutissant à une réduction de leur homologie.

Tous ces travaux de cytogénétique que nous venons de passer rapidement en revue ont permis de préciser les relations existant entre les espèces et ont ouvert au sélectionneur des perspectives nouvelles d'amélioration par l'utilisation des croisements interspécifiques. En particulier, on peut envisager d'utiliser avec profit la variabilité assez large des espèces parentales *B. campestris* et *B. oleracea* pour améliorer le colza.

II. — LES COLZAS SYNTHÉTIQUES

1) ORIGINE DU COLZA ET VARIABILITÉ DES ESPÈCES PARENTALES

La formation du colza dans la nature n'a pu évidemment se produire que dans des régions où coexistaient *B. campestris* et *B. oleracea*.

La forme sauvage du chou (*B. oleracea* L. var. *silvestris* L.) existe dans les régions maritimes de l'Europe occidentale et méridionale, le long des côtes atlantiques et méditerranéennes. Cette forme sauvage présente un certain nombre d'écotypes auxquels les botanistes ont attribué des noms d'espèces différents (d'après CHOPINET, 1947, GATES, 1953, YARNELL, 1956) :

Brassica Robertiana GAY	: littoral méditerranéen, Italie
— *insularis* MORIS	: Corse
— *cretica* LAM	: Crète
— *balearica* LAM	: îles Baléares, côtes espagnoles
— *Pourreti* ROUY et FOUCAUD	: Corbières
— *rupestris* RAFINESQUE	: Sicile
— *atlantica* COSS. SCHULTZ	: Algérie, Tunisie
— *villosa*	: Sicile
— *oleracea* L. var. *silvestris*	: côtes de la Manche et de l'Atlantique.

L'aire géographique couverte par *Brassica campestris* est beaucoup plus grande puisqu'elle s'étend de l'Europe occidentale à l'Asie orientale. L'amphidiploïde *B. napus* aurait donc son origine dans les régions méditerranéennes du sud-ouest de l'Europe où les deux espèces parentes se rencontrent (SINSKAIA 1928). Il est cependant possible qu'il ait eu l'occasion de se former en Asie orientale. Certains colzas japonais, parfois appelés *B. napella* CHAIX, sont très semblables aux colzas européens avec lesquels ils se croisent parfaitement, mais en diffèrent par certains caractères morphologiques ou physiologiques (OLSSON, 1954 *a*). Ces différences peuvent être dues à la sélection naturelle ou humaine ayant conduit à une évolution légèrement différente, dans les conditions japonaises, d'un matériel d'origine méditerranéenne introduit en Asie. Mais il existe dans les régions de l'est de l'Asie des variétés diverses de *B. campestris* et une forme sauvage isolée de chou qui semble indigène, *B. alboglabra* BAILEY. Et MITZUKURI (1956), dans une étude comparée des caryotypes de nombreuses variétés de diverses espèces de *Brassica*, suggère comme origine du colza japonais un croisement entre un *B. oleracea* et la variété *chinensis* de *B. campestris* Les types de colza actuellement cultivés au japon auraient des chromosomes plus grands que les variétés européennes. Les diffécences qu'il a observées par ailleurs entre les caryotypes à l'intérieur des espèces de *Brassica* amènent MITZUKURI à supposer que celles-ci ne seraient pas encore stabilisées dans leur évolution.

La réussite des croisements entre chou et navette paraît assez difficile au généticien mais la nature a eu une infinité d'occasions de les réaliser dans les régions où les deux espèces se trouvaient en présence et le colza a dû se former à maintes reprises et en divers endroits (RUDORF, 1950 ; OLSSON, 1954 et 1960). Bien que cette synthèse du colza ait dû se produire avant que l'homme n'ait sélectionné, dans les deux espèces parentes, toutes les formes cultivées que nous connaissons actuellement, différents types sauvages de ces espèces ont pu y contribuer. En ce qui concerne la forme *rapifera* de *B. napus* (rutabaga et chou-navet), SCHIEMANN (1932) la considère comme tirée par sélection de la forme *oleifera*. Mais OLSSON (1960 *b*), comme CRANE (1943), constatant qu'on peut le synthétiser à partir de la forme *rapifera* de *B. campestris*,

lui attribue plutôt une origine indépendante. Il émet même l'hypothèse selon laquelle le rutabaga aurait pris naissance dans les jardins de nos ancêtres qui cultivaient côte à côte des choux et des navets. Pour SINSKAIA (1960), les croisements entre les choux sauvages des côtes atlantiques et la navette auraient d'abord donné des colzas primitifs feuillus qui constituent ce que certains appellent la sous-espèce *pabularia*. De ceux-ci, seraient issus le colza et le chou-navet ou rutabaga à chair blanche, lequel aurait ensuite donné le rutabaga à chair jaune (la couleur jaune de la racine étant récessive par rapport à la couleur blanche).

De toutes façons, quelles que soient les conditions dans lesquelles il est apparu, il est incontestable que le colza possède une variabilité assez réduite si on la compare à celle des deux espèces parentales. Les différents types de choux (cf. tableau 1) sont bien connus dans nos pays où ils sont tous très largement cultivés. Par contre, on ne connaît pratiquement en Europe pour *B. campestris* que la forme *rapifera* avec les divers types de navets ou raves et la forme *oleifera*, c'est-à-dire la navette oléagineuse ou fourragère. Cependant, il existe en Asie de nombreux types cultivés de *B. campestris* oléagineux ou potagers.

La variété *rapifera* y est représentée par trois groupes géographiques de navets différents des types européens et originaires d'Asie Mineure, Inde-Afghanistan, Japon (SINSKAIA, 1928, 1960). Parmi les formes oléagineuses, il existe deux types principaux cultivés en Inde et au Pakistan, le « Toria » et le « Sarson ». La principale différence existant entre les deux est la durée de végétation, le Toria étant précoce avec 85 à 100 jours du semis à la maturité, et le Sarson tardif avec 110 à 150 jours (SINGH, 1958). De plus, il existe des types de Sarson à graines jaunes et parfaitement autofertiles et autogames, alors que l'espèce *B. campestris* est généralement caractérisée par l'existence d'un système d'auto-incompatibilité. Les formes potagères cultivées comme légumes verts en Chine et au Japon comprennent surtout les variétés *chinensis* (Pak-choi ou moutarde-céleri), *pekinensis* (Pet-Sai ou chou chinois) et *perviridis* (moutarde-épinard).

Même si l'on admet l'existence d'un centre d'origine secondaire asiatique pour le colza, la formation de cette espèce n'a pu utiliser la grande variabilité du groupe *campestris* ; malgré son origine relativement récente et située dans une région où il existe une grande variété de formes de *B. oleracea*, elle n'a pu profiter de toutes les mutations du chou patiemment sélectionnées par l'homme depuis des siècles. Les mutations ayant fourni la variabilité des deux types parentaux ont certes eu l'occasion de se produire dans les deux composantes du génome de *B. napus*, mais l'état amphidiploïde de cette espèce et l'homologie au moins partielle des génomes *campestris* et *oleracea* font que pour une grande partie des caractères il doit exister deux séries de gènes, une dans chaque génome. Les mutations récessives n'ont pu se manifester et la sélection ne les a retenues que dans la mesure où elles affectaient les deux loci conditionnant la manifestation du caractère.

Il est donc intéressant pour le sélectionneur d'utiliser la variabilité qui a eu la possibilité de se dégager chez les espèces parentales pour tenter d'améliorer le colza où cette variabilité existe aussi mais à l'état potentiel et ne peut pas toujours être décelée. Le moyen le plus séduisant et sans doute le plus efficace d'atteindre cet objectif consiste à tenter la synthèse de colzas artificiels ou synthétiques à partir de types variés de *B. campestris* et de *B. oleracea*.

2) MÉTHODES D'OBTENTION DES COLZAS SYNTHÉTIQUES

HOFFMAN et PETERS (1958) ont exposé en détail les différentes méthodes que l'on peut envisager pour introduire des chromosomes de *B. oleracea* et *B. campestris* dans le génome du colza. Ils distinguent en particulier la création de formes synthétiques, c'est-à-dire la fabrication directe du colza par des croisements entre chou et navette et la réalisation de ce qu'ils appellent des formes semi-synthétiques. Ces dernières sont obtenues en croisant l'amphidiploïde naturel *B. napus* successivement par chacune de ses espèces parentales. On peut ainsi concevoir huit façons d'obtenir un colza artificiel d'après HOFFMAN et PETERS :

A) *Colzas synthétiques*

(1) La navette (AA) est croisée par le chou (CC) ou réciproquement ; les hybrides (AC) sont ensuite polyploïdisés à la colchicine pour obtenir l'amphidiploïde (AACC).

(2) Comme pour (1), mais les hybrides (AC) sont simplement autofécondés en espérant la production de polyploïdes spontanés en F2.

(3) On effectue le croisement entre navette tétraploïde (AAAA) et chou tétraploïde (CCCC) pour obtenir directement en F1, la forme allotétraploïde.

B) *Colzas semi-synthétiques*

(4) Le colza (AACC) est croisé par la navette (AA), l'hybride (AAC) étant ensuite polyploïdisé ; puis le polyploïde obtenu (AAAACC) est croisé par l'espèce complémentaire, c'est-à-dire le chou : AAAACC $\times$ CC $\rightarrow$ AA CC.

(5) Inversement, le colza est d'abord croisé par le chou et l'hybride polyploïdisé par la navette.

(6) et (7). On procède comme dans les deux méthodes précédentes, mais au lieu de polyploïdiser artificiellement l'hybride, on le croise avec le parent complémentaire chou ou navette, en comptant sur la formation de gamètes femelles non réduits.

(8) On effectue le croisement entre navette (AA) et chou (CC) et l'hybride F1 est fécondé avec du pollen de colza naturel, en espérant dans ce cas aussi qu'il produira des gamètes femelles non réduits.

Les colzas synthétiques sont plus difficiles à obtenir car les croisements entre chou et navette réussissent beaucoup moins bien que ceux entre colza et chou, et surtout entre colza et navette, ces deux espèces s'hybridant même très facilement dans la nature. Mais, dans la descendance des hybrides semi-synthétiques, il est ensuite assez malaisé de déterminer dans quelle proportion les génomes *campestris* et *oleracea* introduits par le croisement ont été conservés. Cependant, si l'on est parti d'une lignée de colza suffisamment fixée, toute différence avec le type parental observée dans les disjonctions consécutives au croisement pourra être attribuée à l'intervention de gènes nouveaux apportés par le chou ou la navette.

A partir des croisements *B. napus* $\times$ *B.oleracea* et *B. napus* $\times$ *B. campestris*, des allopolyploïdes stables possédant en double un des génomes ont été obtenus par divers auteurs. Ils peuvent être considérés comme des espèces nouvelles et ont été appelés respectivement *B. napoleracea* et *B. napocampestris* (ou *B. naporapa* quand le navet, au lieu de la navette, a été utilisé comme géniteur) :

B. napocampestris (ou *B. naporapa*) à $2n = 58$ par FRANDSEN et WINGE (1932), FRANDSEN (1947), MIZUSHIMA (1950), RUDORF (1950), HOFFMAN et PETERS (1958).

B. napoleracea à $2n = 56$ par CHOPINET (1942, 1943), HOFFMAN et PETERS (1958).

Le croisement de ces allopolyploïdes par l'espèce possédant le génome qui s'y trouve à l'état simple a été plus rarement réalisé. Cependant HOFFMAN et PETERS ont ainsi obtenu par les méthodes (4), (5) et (6) des formes de colza semi-synthétiques. Jusqu'à présent, malgré le faible succès des croisements — ou peut-être à cause de cette difficulté qui donne plus de valeur au résultat — il a surtout été question de la création de colzas synthétiques.

3) RÉUSSITE DES CROISEMENTS ENTRE *B. campestris* et *B. oleracea* L.

Bien que la réussite des croisements entre chou et navette soit en général assez aléatoire, il semble que le nombre de graines hybrides obtenues dépende beaucoup du matériel parental employé. Suivant les types de chou et de navette utilisés comme géniteurs par divers auteurs, la proportion de plantes hybrides par rapport au nombre de fleurs pollinisées varie de 0 à 21,7 pour 1 000 (tabl. 5). Dans les siliques qui se développent à la suite de tels croisements, à côté des graines réellement hybrides, il y en a toujours un nombre plus ou moins important qui donne des plantes ayant l'aspect et le nombre de chromosomes de la plante mère. Ainsi, sur 476 graines obtenues par HOFFMAN et PETERS, 85 seulement étaient hybrides et OLSSON (1960 *b*) n'en a eu que 282 sur 11 448 graines récoltées. La proportion importante de faux hybrides peut être due simplement à la présence de pollen des plantes-mères dans l'air au moment des opérations de castration et de pollinisation des fleurs. Il serait cependant possible qu'un développement parthénogénétique de l'ovule se produise en l'absence de fécondation, donnant ainsi des plantes haploïdes (OLSSON et HAGBERG, 1955 ; KURIYAMA et WATANABE, 1955). Cet ovule pourrait aussi doubler son nombre chromosomique par une stimulation pseudogamique et former des plantes diploïdes (NOGUCHI, 1928 ; MOHAMMAD et SIKKA, 1940).

Les croisements entre *B. campestris* L. et *B. oleracea* L. au niveau diploïde devraient en principe donner des graines de *B. napus* synthétique haploïde à 19 chromosomes. Mais OLSSON (1960 *b*), comme avant lui U (1935), RUDORF (1950), MIZUSHIMA (1952), a trouvé parmi ses hybrides de nombreuses plantes qui ne possédaient pas ce nombre théorique. Sur 16 hybrides obtenus en utilisant *B. campestris* comme parent femelle et *B. oleracea* comme mâle, 2 seulement possédaient les 19 chromosomes prévus, les 14 autres ayant 29 chromosomes qui donnaient à la méiose 10 bivalents et 9 univalents (soit la formule génomique AA C). OLSSON attribue ce fait à la formation de gamètes non réduits par les espèces diploïdes, phénomène intervenant d'ailleurs presque exclusivement du côté femelle Ces gamètes diploïdes, quand ils se produisent du côté mâle auraient, moins de chances d'être fonctionnels et de tels grains de pollen germeraient moins vite que des grains de pollen normaux (SCHWANITZ, 1942). Dans certains cas, ils pourraient cependant contribuer à la production d'hybrides ayant 28 chromosomes avec en double le génome C, ACC (U, 1935 ; GOTOH, 1953). Il peut aussi se produire un doublement de chromosomes chez un ovule avant sa fécondation, ce qui aboutit au même résultat que la formation de gamètes non réduits. Cette diploïdisation de l'ovule aboutit, si elle n'est pas

TABLEAU 5

Nombre d'hybrides obtenus dans divers croisements chou × navette ou (navet)

Croisements	Type de *B. oleracea*	Type de *B. campestris*	Nombre de fleurs pollinisées	Nombre de graines hybrides	Graines / fleurs (en p. 1 000)	Auteurs
B. campestris 2*n* × *B. oleracea* 2*n*	—	—	732	4	5,5	U (1935)
B. oleracea 4*n* × *B. campestris* 4*n*	Chou pointu Erstling	Navette de printemps	3 000	65	21,7	Frandsen (1947)
B. campestris 2*n* × *B. oleracea* 2*n*	Chou vert Chou de Bruxelles Chou moellier Chou fourrager Chou-rave	Navet long blanc d'automne Navette d'hiver Grüber Navette d'hiver Lembke —	8 380	20	2,4	Hoffman et Peters (1958)
Réciproques	—	—	10 624	64	6,0	
B. campestris 4*n* × *B. oleracea* 4*n*	Chou blanc Chou vert Chou-rave	Navette d'hiver Lembke Navette d'hiver Wilnensis —	9 711	0	0	
Réciproques	—	—	7 140	1	0,15	
B. campestris 2*n* × *B. oleracea* 2*n* (var. *oleifera*)	Chou moellier Chou « Savoy » Chou fourrager hollandais	Navette d'hiver Rapido Navette d'hiver Lembke Navette de printemps Strube	7 434	15	2,0	Olsson (1960)
Réciproques	—	—	2 456	0	0	
B. campestris 2*n* × *B. oleracea* 2*n* (var. *rapifera*)	Chou-rave	Navet (hybride)	793	1	1,3	
Réciproques	—	—	1 618	0	0	
B. campestris 4*n* × *B. oleracea* 4*n* (var. *oleifera*)	Chou vert frisé Chou pommé Chou de Bruxelles Chou rouge Chou moellier	Navette d'hiver Lembke Navette d'hiver Wilnensis	13 867	129	9,3	
Réciproques	—	—	12 190	130	10,7	
B. campestris 4*n* × *B. oleracea* 4*n* (var. *oleifera*)	Chou moellier × chou vert Chou-rave	Variétés de navet	9 017	4	2,3	
Réciproques	—	—	6 684	0	0	

suivie d'une fécondation, à la production des plantes de type maternel et, si la fécondation se fait normalement, à la formation des hybrides triploïdes avec un génome en double. Plus sûrement, il pourrait aussi y avoir un doublement chromosomique après que la fécondation ait eu lieu, dans le zygote déjà formé, ce qui conduit à la formation d'un amphidiploïde parfaitement homozygote à partir de deux parents normalement diploïdes (U, 1935). La polyploïdisation somatique peut même s'effectuer spontanément à un stade plus tardif de la division cellulaire et provoquer une chimère avec un secteur haploïde et un secteur diploïde (OLSSON, 1960 *b*).

Quand des hybrides amphihaploïdes (AC) ont été obtenus, on peut évidemment les traiter à la colchicine pour les polyploïdiser comme dans la méthode (1) de HOFMAN et PETERS. Mais, étant donné que les croisements ne donnent généralement que très peu de graines, on peut hésiter à faire subir à celles-ci un traitement qui risque encore d'en détruire une bonne partie. On peut se contenter d'autoféconder les plantes issues de ces graines en espérant la formation de gamètes non réduit·s L'étude de colzas haploïdes spontanés a en effet montré que leur descendance est composée en grande partie de plantes diploïdes normales. Il y aurait assez fréquemment suppression de la division hétérotypique à la méiose et formation de diades au lieu de tétrades par les cellules mères des grains de pollen. Seuls seraient fonctionnels les grains de pollen possédant le lot complet de chromosomes (MORINAGA et FUKUSHIMA, 1933 ; OLSSON et HAGBERG, 1955). Un phénomène semblable interviendrait du côté femelle lors de la formation du sac embryonnaire (KOMATSU, 1936). Les quelques amphihaploïdes artificiels obtenus par divers auteurs ont eux aussi donné dans leurs descendances des amphidiploïdes AA CC (RUDORF, 1950 ; HOFFMAN et PETERS, 1958 ; OLSSON, 1960 *b*) qui possèdent une méiose normale et une bonne fertilité.

Il semble néanmoins préférable de faire les croisements entre chou et navette au niveau tétraploïde. Ce type de croisements permet d'avoir directement des colzas artificiels normaux et fertiles et semble aussi avoir plus de chances de donner des graines hybrides. En effet, OLSSON (1960) obtient en moyenne dans ses croisements avec la navette comme parent femelle et le chou comme mâle, au niveau diploïde et tetraploïde, respectivement 2,0 et 9,3 hybrides pour 1 000 fleurs pollinisées et, dans les croisements réciproques, respectivement 0 et 10,7 graines pour 1000 fleurs. Il est vrai que les résultats d'HOFFMAN et PETERS sembleraient plutôt montrer le contraire (cf. tableau 5). En plus de l'état diploïde ou tétraploïde des géniteurs, leur constitution génétique doit jouer un rôle important dans la réussite des croisements.

Les plantes tétraploïdes des espèces parentales présentent généralement des méioses normales donnant des gamètes à $2n$ chromosomes. Cependant, il y a toujours une certaine proportion de gamètes aberrants qui, bien que fonctionnels, possèdent un ou plusieurs chromosomes en plus ou en moins du lot diploïde normal. Aussi, chez des autotétraploïdes de B. *oleracea*, HOWARD (1939*b*) a observé sur de nombreux comptages de chromosomes à la métaphase II de la méiose 57 pour 100 des cellules avec le nombre normal de 18 chromosomes, 20 pour 100 avec 17 et le reste avec 16 ou 20 chromosomes. La proportion de pollen apparemment normal était cependant de 98 pour 100. Les résultats de SCHCHAVINSKAIA (1937) sont du même ordre. SWANINATHAN et SULBHA (1959) signalent aussi des méioses anormales chez les tétraploïdes de *B. campestris* (Toria) ; la sélection pendant plu-

sieurs générations parvient à éliminer les types à méiose irrégulière et permet d'augmenter parallèlement la fertilité, vraisemblablement à la suite de remaniements chromosomiques individualisant les chromosomes.

Ces gamètes ayant un nombre de chromosomes légèrement aberrant conduisent, dans les croisements entre chou et navette tétraploïdes, à la formation, à côté de plantes normales à 38 chromosomes, de plantes ayant des nombres un peu différents. Ainsi les hybrides d'OLSSON (1960) ont parfois 37, mais plus souvent 39, 40 et même 41 chromosomes. Sur 65 plantes de *B. napus* artificiel, FRANDSEN (1947) en trouve 37 avec le nombre normal et le reste avec 36, 37, 39 et 40 chromosomes.

En vue d'améliorer la réussite des croisements entre chou et navette, des techniques très diverses ont été essayées.

a) *Utilisation de substances de croissance.*

Pour stimuler la croissance des tubes polliniques dans le style d'une autre espèce où ils se trouvent inhibés, des substances de croissance peuvent être appliquées à faible concentration à la base du style en évitant soigneusement qu'elles se trouvent au contact direct avec le pollen ou la surface stigmatique. En l'absence d'expériences démontrant l'efficacité de cette technique, on ne peut évidemment affirmer que les succès signalés par MIZUSHIMA (1944) avec l'acide β naphtoxyacétique ou par HONMA et HEECKT (1960) avec l'acide N-M tolylphénoxyacétique soient uniquement imputables à l'utilisation de ces substances. Cependant, d'après BROCA (1954) qui a travaillé sur des croisements entre pommier et poirier, la réussite du croisement serait nettement due à une stimulation de la croissance des tubes polliniques provoquée par l'acide β naphtoxyacétique.

b) *Culture d'embryons.*

Les pollinisations interspécifiques, même si elle ne donnent que très peu de graines hybrides, provoquent fréquemment la formation de siliques normales qui ne contiennent que des graines vides. Il semble que la fécondation se produise parfois, mais qu'un déséquilibre dans les relations de nutrition entre l'albumen triploïde qui contient deux génomes de l'espèce maternelle et un génome de l'espèce paternelle et les tissus maternels diploïdes qui l'entourent, soit responsable de la dégénérescence de l'albumen. Il s'ensuit un avortement de l'embryon (HÅKANSON, 1956), avortement qui serait d'ailleurs plus précoce quand *B. campestris* est utilisé comme parent femelle. Même dans le cas où l'embryon parvient à se développer normalement, les graines hybrides sont généralement plus petites que les graines obtenues après autofécondation de la plante-mère (HOSODA, 1946). L'embryon a en effet supporté pendant toute sa croissance, l'effet d'un déséquilibre dans ses relations avec l'albumen. Dans une graine normale le rapport chromosomique entre embryon et albumen est de 2/3. Si, dans le croisement entre chou et navette, ce rapport est globalement très peu différent, pour chacun des génomes en jeu il est très déséquilibré (1/1 pour le génome paternel, 1/2 pour le génome maternel). C'est ce qu'HOWARD (1942 *b*) appelle « l'effet d'hybridité ». NISHI, KAWATA et TODA (1959) constatent que les embryons dégénèrent très tôt dans les croisements où *B. campestris* (variété *pekinensis*) est employé comme femelle et que leur culture artificielle est pratiquement impossible. Dans les croisements réciproques, par contre, l'embryon survit et

se développe suffisamment pour qu'on puisse le prélever et le cultiver sur un milieu approprié. Grâce à cette technique un certain nombre d'hybrides ont été obtenus (5 pour 533 pollinisations et 395 siliques formées), alors que les siliques formées à la suite des mêmes croisements et laissées sur la plante ne contenaient pas de graines (0 pour 1273 fleurs pollinisées et 637 siliques). La composition du milieu de culture optimum a été depuis précisée par les mêmes auteurs (NISHI, KAWATA et TODA, 1961).

c) *Greffe.*

Les essais de greffe avant le croisement de l'espèce maternelle sur celle qui doit fournir le pollen n'ont pas permis de rendre plus efficaces les pollinisations ultérieures et d'obtenir des graines hybrides (HOSODA et SUSUKI, 1959).

d) *Rayons Gamma.*

DAVIES et WALL (1960) ont essayé d'utiliser les rayons Gamma en irradiant avant la fécondation des grains de pollen ou les tissus des styles. Ils auraient ainsi réussi à améliorer le succès des croisements entre *B. oleracea et B. nigra* et ce résultat serait dû à des changements provoqués par les radiations dans les relations entre embryon et albumen. Mais ce traitement ne semble pas affecter la réussite des croisements entre *B. campestris* et *B. oleracea* ou entre *B. campestris* et *B. nigra*. Dans le cas des croisements entre chou et moutarde noire, l'effet du traitement est même assez irrégulier et les résultats ne sont pas très convaincants.

e) *Recherche de conditions de milieu favorables à une réduction de l'effet inhibiteur du style.*

RÖBBELEN (1960 *a*) a étudié pour divers croisements interspécifiques de *Brassica* la croissance des tubes polliniques. La germination du pollen est plus ou moins retardée et la croissance des tubes polliniques plus ou moins freinée suivant les croisements. L'intensité variable de l'inhibition peut se traduire par l'incapacité pour les tubes polliniques, soit de pénétrer dans les tissus stigmatiques, soit d'arriver assez tôt aux ovules pour assurer la fécondation. L'importance de l'effet inhibiteur du style dépend beaucoup des conditions du milieu. Ainsi l'humidité de l'air favorise-t-elle la germination des grains de pollen sur un milieu stigmatique défavorable, et l'inhibition de la croissance des tubes polliniques est-elle réduite partiellement par des températures assez basses (de l'ordre de 15°). Cette inhibition semble aussi moins forte dans les boutons et, dans une certaine mesure, chez les fleurs âgées. A l'appui de ces résultats de RÖBBELEN se rapportant à l'effet de la température, on peut indiquer que l'expérience a généralement montré une meilleure réussite des croisements sur des plantes placées en serre froide par rapport aux plantes laissées en plein champ ou mises en serre chaude (BECKER, 1952 ; HOFFMAN et PETERS, 1958 ; OLSSON, 1960 *b*).

Bien qu'un croisement interspécifique ne puisse être assimilé à l'autofécondation d'une plante auto-incompatible, les deux types de pollinisation font intervenir des barrières du même ordre et au même niveau ; on retrouve ici à peu près les mêmes conditions favorables pour lever ces barrières (température assez basse, pollinisation au stade bouton ou sur fleurs âgées). Ces facteurs divers interviennent en modifiant

l'évolution relative des tubes polliniques et des tissus stylaires, c'est-à-dire la vitesse de croissance des tubes polliniques d'une part, la croissance du style, sa durée de réceptivité aux tubes polliniques ou la formation de substances inhibitrices de l'autre. La relation entre l'auto-incompatibilité d'une espèce et son incompatibilité dans les croisements avec d'autres espèces voisines autocompatibles ou auto-incompatibles a été d'ailleurs discutée par LEWIS (1954), LEWIS et CROWE (1958), SAMPSON (1962). Il semblerait qu'une espèce autocompatible accepte généralement le pollen d'une espèce autocompatible ou auto-incompatible, mais qu'une espèce auto-incompatible possède le plus souvent un système d'inhibition agissant contre le pollen étranger, même s'il provient d'une espèce autocompatible.

f) *Hybridation spontanée.*

L'exécution pratique des croisements ne présente pas de difficultés techniques particulières chez les espèces de *Brassica* qui possèdent des fleurs et des boutons assez gros et seulement six étamines faciles à retirer. Cependant la nécessité d'en effectuer de grands nombres pour avoir quelque chance d'obtenir des graines représente un travail matériel assez important. Pour éviter toutes ces opérations de castration, pollinisation, pose de sachets, on peut envisager d'utiliser l'auto-incompatibilité des espèces parentes (OLSSON, 1960 *b*). Il existe en effet, particulièrement chez le chou, des types complètement autostériles. L'isolement de telles plantes de chou fortement auto-incompatible dans des parcelles de navette pourrait permettre d'obtention de graines hybrides.

4) CARACTÉRISTIQUES DES COLZAS SYNTHÉTIQUES

Les premiers hybrides entre *B. campestris* et *B. oleracea* avaient été réalisés principalement pour des études de cytogénétique, mais depuis une quinzaine d'années un certain nombre de colzas synthétiques ont été fabriqués dans un but de sélection. Quelles sont leurs caractéristiques et qu'ont-ils apporté de nouveau à l'espèce ?

Caractères morphologiques

Les divers auteurs qui ont obtenu des colzas synthétiques les ont généralement trouvés très semblables aux types naturels, au moins pour les caractères principaux. Néanmoins, certains caractères les distingueraient parfois de tout matériel connu. OLSSON (1960) signale par exemple le feuillage fortement frisé d'un de ses hybrides, caractère affectant surtout les feuilles caulinaires inférieures. Il existe cependant dans le groupe des colzas tardifs et feuillus des types à feuilles très frisées (Rape kale notamment). Enfin, l'aspect intermédiaire entre colza et navette que présentent certains hybrides est le plus souvent dû à la présence de un ou plusieurs chromosomes surnuméraires d'origine *campestris*. Ces plantes possèdent en effet plus de 38 chromosomes. Dans l'ensemble les types synthétiques de *B. napus* ne semblent donc avoir guère apporté de caractères morphologiques nouveaux malgré l'extrême diversité des géniteurs dont ils sont issus, et ceci est vrai pour les formes à racines (Rutabaga) comme pour le colza. Presque tous les types de *B. oleracea* ont en effet

été utilisés pour ces croisements (cf. tableau 5) ; seule la variété *botrytis* (chou-fleur) ne semble pas avoir été employée. Les généticiens européens ont pris comme géniteurs *campestris* diverses variétés de navette d'hiver ou de printemps et divers types de navets, et les auteurs japonais les formes orientales potagères *B. campestris*.

Fertilité des hybrides.

La fertilité des hybrides amphihaploïdes à 19 chromosomes est très mauvaise comme celle de tous les haploïdes en général. La plupart des gamètes fonctionnels possèdent le stock chromosomique complet, d'où la majorité de plantes amphidiploïdes que l'on trouve dans leurs descendances.

Les hybrides obtenus à partir de parents chou et navette tétraploïdes ont une fertilité très variable. Les résultats détaillés d'OLSSON montrent que les hybrides ayant un nombre de chromosomes aberrant ont un pourcentage de bon pollen nettement plus faible que ceux qui possèdent le nombre normal de 38 chromosomes, bien que certains de ceux-ci présentent une fertilité pollinique réduite. On peut penser à ce sujet qu'un nombre total normal de chromosomes n'indique pas obligatoirement que chacun des génomes composant l'amphidiploïde soit normalement représenté. Il peut très bien y avoir un chromosome surnuméraire pour un génome compensé par l'absence d'un élément de l'autre génome. Les hybrides d'OLSSON qui produisent plus de 90 p. 100 de bon pollen donnent un nombre de graines par silique normal (15 à 27) alors que ceux qui n'en ont que 48 à 83 p. 100 ne fournissent que peu de graines (1 à 6 par silique environ). Il y a donc, au moins si l'on considère le nombre de graines par silique, deux classes de fertilité nettement distinctes et le groupe des plantes que l'on peut appeler fortement stériles produit moins de graines que l'on pourrait en attendre d'après les proportions de bon pollen. Certes, ce pourcentage de bon pollen déterminé par l'observation microscopique ne traduit pas obligatoirement celui de pollen fertile, des grains de pollen morphologiquement normaux pouvant très bien être physiologiquement déficients. En outre, il faut noter qu'une proportion réduite de pollen fertile est suffisante pour assurer la fécondation. La fertilité appréciée par le nombre de graines est également influencée par la régularité de la constitution des gamètes femelles que l'on peut plus difficilement évaluer. Il faut aussi faire intervenir la léthalité de certains zygotes et les phénomènes de compétition entre embryon et albumen. Les hybrides de FRANDSEN (1947) possédaient 35 à 80 pour cent de bon pollen et leur fertilité moyenne était seulement de 5, 6 graines par silique mais, comme nous l'avons déjà mentionné, ils avaient aussi des nombres chromosomiques assez variés. La sélection dans son matériel synthétique a permis à OLSSON d'améliorer la fertilité pollinique en même temps que la production de graines. Ceci s'accompagne d'ailleurs d'une ressemblance de plus en plus marquée avec le colza naturel pour les types qui présentaient quelques caractères de *B. campestris* et, parallèlement, d'une régularisation de la situation chromosomique. HOSODA (1952, 1953) signale aussi une bonne fertilité, estimée par la formation de siliques et de graines, pour les hybrides stabilisés à 38 chromosomes, qu'ils soient de ce qu'il nomme le type O (type colza fourrager) ou le type N (colza oléagineux). Par contre les hybrides ayant 40 et 41 chromosomes qui sont du type C (chou chinois ou *B. campestris* var. *pekinensis*) présentent une fertilité très réduite.

Autocompatibilité

A côté de la fertilité ou de la stérilité des hybrides, il existe aussi chez ceux-ci des différences importantes d'auto-incompatibilité. Certaines plantes sont fortement auto-incompatibles ; d'autres, autofertiles, donnent en autofécondation des quantités de graines comparables à ce que produit le colza naturel. Bien que le degré d'auto-incompatibilité des plantes ayant servi de géniteurs ne soit pas indiqué, on peut supposer que les croisements entre plantes possédant des allèles d'autofertilité (qui peuvent se trouver chez les deux espèces parentales) fournissent des hybrides eux mêmes autofertiles, mais ceci reste quand même à démontrer. Quant aux croisements entre types parentaux auto-incompatibles, ils ne donnent pas obligatoirement des colzas synthétiques autostériles. L'état polyploïde en lui-même ne doit pas entraîner automatiquement la restauration de l'autocompatibilité. En effet, des autotétraploïdes de *B. campestris* et *B. oleracea* conservent l'auto-incompatibilité des types diploïdes (Howard, 1942 *a* ; Shibata, 1955, 1956, 1957). Cependant Kadota et Ito (1952) observent chez des autotétraploïdes de *B. campestris* var. *pekinensis* une augmentation de l'autofertilité par rapport à celle des diploïdes. Lewis (1947) chez *Oenothera organensis* signale des relations de dominance et de compétition entre les deux allèles d'auto-incompatibilité présents dans le pollen diploïde, ces interactions pouvant dans certains cas diminuer ou supprimer les effets individuels de chacun des allèles. La polyploïdie peut donc modifier les modes d'action des allèles d'incompatibilité en faisant intervenir des relations de dominance plus ou moins complète entre eux, et peut ainsi avoir comme conséquence un affaiblissement de l'auto-incompatibilité pour certaines combinaisons d'allèles. Si la détermination du comportement pollinique est non plus gamétophytique mais sporophytique, ce qui semble être le cas chez les Crucifères (Bateman, 1955 ; Sampson, 1957 ; Thompson, 1957), les relations entres allèles sont évidemment encore plus complexes puisqu'elles se réalisent compte tenu de l'intervention de quatre allèles qui peuvent être différents. D'autre part, les situations sont fondamentalement différentes chez un autotétraploïde et chez un allotétraploïde ou amphidiploïde : dans ce dernier cas les allèles d'auto-incompatibilité apportés par les espèces parentales sont situés à des loci distincts appartenant aux deux génomes constitutifs. Il en résulte que des relations d'épistasie peuvent s'ajouter aux relations de dominance susceptibles de se manifester entre allèles d'un même locus. Pour expliquer l'autofertilité du colza naturel, on peut supposer, comme Olsson (1953, 1960) que les croisements entre chou et navette qui se sont produits à diverses reprises dans la nature n'ont vraisemblablement fourni, chaque fois, que des individus isolés. Ceux-ci n'ont pu se multiplier que dans la mesure où ils étaient suffisamment autofertiles. L'auto-incompatibilité étant une nécessité au départ a probablement conservé un avantage sélectif non négligeable et déterminé le système de reproduction de l'espèce. L'existence de plantes autostériles dans les populations de colza (Rives, 1957 ; Olsson et Persson, 1958 ; Olsson, 1960 *c*) montre, comme les colzas artificiels autostériles, que l'auto-incompatibilité est possible au niveau amphidiploïde. Elle a pu s'instaurer chez les amphidiploïdes naturels, soit par le jeu de certaines combinaisons géniques, soit par suite de mutations.

Caractéristiques physiologiques et agronomiques.

On ne peut évidemment guère espérer que les colzas artificiels aient dès leur obtention des rendements supérieurs à ceux des variétés actuelles qui résultent d'un important travail d'amélioration. Si la navette a subi, elle aussi, une sélection pour le rendement, elle est quand même dans l'ensemble nettement moins productive que le colza, et les travaux entrepris sur le chou n'ont pas été particulièrement orientés vers la production de graines. La majorité des colzas artificiels d'OLSSON ont un rendement inférieur d'environ 15 p. 100 à celui des variétés cultivées *Lembke* ou *Matador*. Cependant, après quelques années de sélection dans ce matériel, des lignées qui paraissent au moins aussi productives que les variétés témoins, d'après les résultats de quelques essais comparatifs, en ont été tirées. Même si leur rendement n'est pas excellent, ces colzas peuvent être utilisés comme géniteurs dans les croisements avec les varitétés actuelles. Il est raisonnable de penser que dans les descendances de tels croisements des transgressions favorables peuvent apparaître car le matériel synthétique apporte des stocks de gènes d'origines diverses. RUDORF (1950, 1958), en croisant des colzas synthétiques avec la variété *lembke*, a obtenu des lignées ayant des rendements égaux ou même supérieurs à cette variété avec, en particulier, des poids de 1.000 graines très souvent plus élevés. Il est vrai qu'une simple sélection dans cette même variété population *Lembke* aurait pu fournir des résultats peut-être aussi intéressants.

En ce qui concerne la teneur en huile, les colzas synthétiques produits jusqu'à présent sont le plus souvent inférieurs aux variétés sélectionnées.

Leur résistance au froid est dans l'ensemble moins bonne que celle des variétés du groupe *Lembke* (RUDORF, 1950 ; OLSSON, 1960). Mais pour ce caractère aussi, une sélection est possible. En particulier OLSSON signale qu'une de ses lignées est particulièrement intéressante par le fait que son épicotyle s'allonge très peu avant l'hiver, ce qui est une des caractéristiques de la navette d'hiver. Ainsi d'après, TORSSELL (1959), l'apex de la navette se trouve pendant l'hiver au niveau du sol ou même légèrement en dessous, alors que celui du colza le dépasse de 1 à 10 centimètres. Malgré une résistance intrinsèque aux basses températures inférieures à celle du colza, la navette arriverait, au moins dans les conditions suédoises, à mieux supporter l'hiver, son méristème terminal se trouvant dans une zone moins froide, protégé des très basses températures par la neige ou la végétation qui le dépasse. La lignée d'OLSSON possédant ce type de développement avant l'hiver est issue d'un hybride F1 à 29 chromosomes, c'est-à-dire deux génomes navette (AA C), et, bien que l'auteur ne donne pas de renseignements sur le nombre de chromosomes de cette lignée, il est possible que celui-ci ne soit pas encore stabilisé au nombre normal et qu'il y ait encore des chromosomes surnuméraires d'origine *B. campestris*.

Une autre caractéristique intéressante de certains hybrides serait une croissance plus rapide pendant l'automne et le début de l'hiver après un semis tardif. Un des inconvénients de la culture du colza est en effet la nécessité d'un semis assez précoce qu'il n'est pas toujours possible de réaliser. Après un semis trop tardif, les plantes restent insuffisamment développées avant l'hiver pour supporter sans dégâts de fortes gelées. En outre, le retard dans le développement, ou la formation insuffisante de réserves dans les racines, ne permet pas d'assurer un démarrage rapide de la végétation après l'hiver. La navette, par contre supporte beaucoup mieux un

semis tardif. Il est peut-être possible de transmettre, tout au moins partiellement, aux colzas synthétiques, la vitesse de croissance de la navette. Mais la tardivité est une caractéristique statistiquement liée à l'état polyploïde. Le colza est un allopolyploïde, mais cet état peut entraîner comme l'autopolyploïdie un rythme plus lent dans la croissance et le développement. Et ceci joue aussi bien sur la croissance des plantes au début de la végétation que sur la floraison et la maturité qui sont plus tardives. Au point de vue fourrager, certains colzas synthétiques seraient intéressants. Hosoda (1950, 1953) signale que des hybrides particulièrement feuillus auraient été utilisés au Japon, comme nouveaux types de colza fourragers. Olsson (1960 *b*) indique que quelques-unes de ses lignées seraient plus productrices en matière sèche et en protéines que les variétés suédoises actuelles. Il est vrai que celles-ci ne sont pas particulièrement des types fourragers.

5) Intérêt des types synthétiques pour l'amélioration du colza

L'ensemble des résultats déjà obtenus par divers généticiens montre que les colzas synthétiques ne peuvent être directement supérieurs aux variétés sélectionnées. Dans les quelques cas où ils présentent un caractère intéressant, ils sont par ailleurs nettement inférieurs. Ils constituent un matériel dans lequel une sélection est possible comme dans des populations, ou plutôt comme dans des descendances d'hybrides intervariétaux. En effet, ils sont au départ hétérozygotes pour de nombreux gènes quand ils ont été réalisés à partir de types parentaux tétraploïdes, du fait de l'allogamie des espèces parentes et du fait que les plantes utilisées pour les croisements n'ont pas subi de reproduction consanguine préalable. Ils peuvent surtout servir de géniteurs à croiser avec les variétés déjà améliorées. Leur origine à partir de types très divers de chou et navette doit permettre, ainsi que nous l'avons déjà mentionné, d'obtenir des transgressions en particulier pour les caractères quantitatifs qui constituent les composantes du rendement.

D'autre part, l'efficacité des croisements entre chou et navette dans l'amélioration du colza dépend d'une sélection préalable des espèces parentales pour les caractères que l'on cherche à améliorer. Les généticiens qui ont obtenu des colzas synthétiques ne semblent pas avoir jusqu'à présent choisi leurs géniteurs en fonction d'une caractéristique déterminée, mais ont plutôt essayé de voir à quels types d'amphidiphoïdes pouvaient aboutir les formes variées des deux espèces de base. Il est difficile de prévoir les caractères des colzas synthétiques d'après ceux des plantes parentales. Chacun des génomes qui s'associent dans l'amphidiploïde possède des gènes intervenant sur les divers caractères. Un mutant récessif ne pourra se traduire dans le phénotype que s'il n'est pas masqué par l'allèle dominant au locus correspondant de l'autre génome. Il existe des relations épistatiques imprévisibles entre les gènes que l'on met ainsi en présence. Ces relations peuvent être plus ou moins en liaison avec la polyploïdie, telles que celles qui rétablissent l'autocompatibilité chez des hybrides entre types auto-incompatibles. Il est aussi remarquable que les croisements faits à partir de types morphologiquement très variés de *Brassica oleracea* (chou de Bruxelles, chou moellier, chou pommé, chou-rave, choux fourragers divers...) n'aient donné que des colzas artificiels très semblables au colza naturel, ceci parce que les mutations récessives que l'homme a sélectionnées pour obtenir toutes ces

formes sont masquées dans l'hybride par des gènes épistatiques du génome *campestris* ou par des combinaisons d'actions géniques. La variété *rapifera* de *B. campestris* ne donne pas obligatoirement un *B. napus* var. *rapifera* même si elle a été croisée avec le type de chou à tige renflée (*B. oleracea* var. *gongylodes* : chou-rave), mais peut donner un colza à racines normales (Hoffman et Peters, 1958 ; Olsson, 1960). Si l'on recherche un caractère particulier, précocité, moindre déhiscence des siliques résistance au froid, il est préférable, sinon indispensable, d'utiliser des géniteurs possédant tous deux à un niveau intéressant la qualité voulue. Bien que la transmission d'un caractère à l'hybride dépende essentiellement de son mode d'hérédité et de l'homologie relative des deux génomes, la probabilité qu'il soit masqué chez l'amphidiploïde est ainsi moindre que lorsqu'un seul des géniteurs l'apporte.

En résumé, on peut envisager d'élargir la variabilité de *Brassica napus* par les croisements entre chou et navette de deux façons :

1°) Si l'on veut obtenir un colza synthétique possédant une qualité particulière, il faut croiser des types de chou et de navette chez lesquels s'exprime au maximum cette qualité indépendamment de tout autre caractère. Les colzas ainsi obtenus pourront constituer des géniteurs intéressants pour des croisements ultérieurs avec le colza naturel.

2°) Pour accroître la variabilité au sens large, il convient au contraire de croiser entre elles le plus possible des formes très diverses qui existent chez les espèces parentales dans l'espoir d'obtenir des types vraiment nouveaux de *B. napus*. Il est dans ce cas impossible, dans l'état actuel de nos connaissances, de savoir à priori quels sont les caractères que l'on peut espérer retrouver chez l'amphidiploïde et l'utilité éventuelle de tels hybrides.

III. — CRÉATION D'UNE ESPÈCE HEXAPLOÏDE

1) Obtention d'hybrides « trigénomiques »

La fabrication de colzas synthétiques n'est peut-être pas la seule façon d'utiliser les croisements interspécifiques pour la sélection. On peut constater que dans ce groupe d'espèces du genre *Brassica*, la nature a bien réalisé les trois amphidiploïdes entre les trois espèces de base prises deux à deux. Il paraît tentant d'essayer de créer, à partir des génomes de base, des polyploïdes à un niveau plus élevé qui constitueront des espèces nouvelles.

Les croisements entre *Brassica napus* et *B. oleracea* ou *B. campestris* ont bien donné, comme nous l'avons déjà indiqué, des hybrides hexaploïdes possédant un des génomes en double (*B. napoleracea* et *B. napocampestris*). De tels hybrides autotétraploïdes pour une partie de leur génome ont, au départ des méioses anormales mais après quelques générations leur comportement méiotique peut se régulariser. Les caractères de ces hexaploïdes stabilisés se rapprochent de ceux de l'espèce (chou ou navette) la plus représentée dans leur génome.

Il peut être intéressant, d'un point de vue théorique d'abord, de réunir dans une espèce hexaploïde les trois génomes de base ABC du genre *Brassica*. Ceci peut

se concevoir par trois types de croisements, chacune des espèces amphidiploïdes pouvant être croisée par l'espèce diploïde complémentaire.

B. napus (AC, $n = 19$) × *B. nigra* (*B*, $n = 8$)
B. juncea (AB, $n = 18$) × *B. oleracea* (C, $n = 9$)
B. carinata (BC, $n = 17$) × *B. campestris* (A, $n = 10$)

L'espèce AA BB CC à 54 chromosomes n'existe pas dans la nature. On ne peut donc savoir, à priori, ce que sa création peut apporter.

Divers généticiens ont déjà obtenu de tels hybrides « trigénomiques » ainsi que d'autres allopolyploïdes possédant ces trois génomes dont l'un représenté deux fois (tableau 6).

TABLEAU 6

Hybrides réunissant les trois génomes ABC du genre Brassica

Croisements	Génomes en jeu	Formule génomique de l'hybride	Comportement méiotique	Auteur
B. carinata × *B. campestris* var. *chinensis*	BC ($n = 17$) × A ($n = 10$)	ABC $2n = 27$	9-1 II + 9-25 I	MORINAGA (1931)
B. carinata × *B. campestris* var. *rapifera*	BC × A	ABC $2n = 27$		
B. carinata × *B. campestris*	BC × A	ABC $2n = 27$ AABBCC $2n = 54$	9-1 II + 9-25 I 7-0 IV + 13-27 II	MIZUSHIMA (1944)
B. carinata × *B, campestris* var. *chinensis*	BC × A	ABC $2n = 27$	9-0 II + 9-27 I	MIZUSHIMA (1950 *a*)
B. carinata × *B. campestris* var. *pekinensis*	BC × A	ABC $2n = 27$		IWASA (1951)
B. campestris var. *chinensis* × *B. carinata*	A × BC	ABC $2n = 27$ AABBCC $2n = 55$	IV + III + II + I 27 II + 1 I	HOWARD (1942)
(*B. campestris* × *B. oleracea*) × *B. nigra*	(A × C) × B	ABC $2n = 27$		MIZUSHIMA (1950 *a*)
B. napus $2n$ × *B. nigra* $4n$	AC ($n = 19$) × BB ($n = 16$)	ABBC $2n = 35$		TURESSON et NORDENSKIÖLD (1943)
B. juncea × *B. carinata*	AB ($n = 18$) × BC ($n = 17$)	ABBC $2n = 35$	16-8 II + 3-18 I	U (1935)
B. carinata × *B. napus*	BC ($n = 17$) × AC ($n = 19$)	ABCC $2n = 36$	0-6 III + 9-3 II + 18-12 I	U (1935)
B. juncea × *B. napus*	AB ($n = 18$) × AC ($n = 19$)	AABC $2n = 37$	10 II + 17 I	MORINAGA (1929 *c*) OLSSON (1949) SASAOKA (1930) SINSKAIA (1927)

Les croisements ayant pour but d'associer les trois génomes doivent s'effectuer de préférence entre géniteurs diploïdes. En effet, les autotétraploïdes des espèces amphidiploïdes présentent, beaucoup plus fréquemment que ceux des espèces di-

ploïdes, des divisions méiotiques très irrégulières et ne forment qu'une très faible proportion de gamètes réellement diploïdes. Leur utilisation, dans des croisements avec des tétraploïdes, de l'espèce complémentaire aurait très peu de chances de donner l'hexaploïde recherché, mais ne fournirait vraisemblablement que des aneuploïdes variés. Il est donc préférable de créer le type trigénomique à l'état haploïde et de le polyploïdiser ensuite à la colchicine.

L'homologie relative qui existe entre les trois génomes est responsable de la formation de bivalents à la méiose de l'hybride à 27 chromosomes. MIZUSHIMA (1950 *a*) qui a obtenu cet hyvbride de deux façons, *B. carinata* × *B. campestris* (var. *chinensis*) et (*B. campestris* × *B. oleracea*) × *B. nigra*, trouve des fréquences de bivalents différentes suivant le croisement. Dans le second cas il se produirait des bivalents par allosyndèse entre A et B, A et C, B et C, alors que dans le premier cas il y aurait bien allosyndèse entre A et B, A et C, mais pas entre B et C,. Ceci montrerait que chez les amphidiploïdes naturels, *B. carinata* en l'occurrence dans cet exemple, il y aurait une différenciation des génomes composants conduisant à un degré d'homologie moins important qu'entre les génomes issus d'espèces différentes. Nous avons d'ailleurs déjà mentionné ce fait en exposant les diverses études réalisées sur des *Brassicas* haploïdes.

Au niveau hexaploïde, après doublement du stock chromosomique, on observe, comme prévu, des méioses beaucoup plus régulières et un rétablissement de la fertilité. Chaque chromosome trouvant son partenaire parfait, il y a alors formation normale de 27 bivalents comme le constate HOWARD (1942). Cependant MIZUSHIMA (1944) trouve encore assez fréquemment des quadrivalents.

2) VIGUEUR DES HYBRIDES TRIGÉNOMIQUES ET NIVEAU OPTIMUM DE POLYPLOÏDIE

Les renseignements sur la vigueur de ces hybrides trigénomiques sont assez rares et les cytologistes qui les ont obtenus ne semblent pas les avoir multipliés et étudiés dans les générations ultérieures après les études cytologiques qu'ils ont pu faire sur les F1. Les observations faites sur quelques plantes hybrides, généralement haploïdes d'ailleurs, et souvent cultivées dans des conditions anormales, ne peuvent fournir d'idées précises sur ce que peuvent donner leurs descendances à l'état hexaploïde. De toute façon, on peut constater (tableau 6) que les croisements réalisant la combinaison des trois génomes ont pratiquement tous été effectués entre *B. carinata* d'une part, espèce sauvage d'Abyssinie, et le plus souvent des formes potagères extrême-orientales de *B. campestris* d'autre part. Pour une sélection en vue de la production de graines oléagineuses, il est évident que de tels géniteurs ne peuvent être très intéressants. Dans ce but, il serait plus efficace de croiser le colza pour lequel on possède des variétés sélectionnées ayant des rendements et des teneurs en huile élevés avec la moutarde noire. On peut évidemment se demander ce que serait susceptible d'apporter au colza l'addition de ce génome supplémentaire d'une espèce peu productive et à siliques très déhiscentes. Mais on ne peut affirmer à priori que ce croisement soit sans intérêt. Comme l'a fait remarquer justement OLSSON (1960) « Les sélectionneurs auraient-ils essayé d'améliorer les blés tétraploïdes en les croisant avec *Aegilops squarrosa* si la nature n'avait déjà montré la valeur d'une telle combinaison ? »

Les génomes des espèces de base étant, du fait de leur origine vraisemblablement commune, relativement homologues, ou plus exactement « homéologues », le problème consiste en quelque sorte à déterminer le niveau optimum de polyploïdie convenant au genre *Brassica*.

Les autotétraploïdes de *B. campestris*, *B. nigra*, *B. oleracea* sont souvent plus vigoureux au point de vue végétatif que les diploïdes correspondants (RAMANUJAN et DESHMUKH, 1945 ; OLSSON, 1960 *a* et *b*, PERSSON et APELAND, 1960). Les comparaisons entre rendements en graines des diploïdes et des tétraploïdes sont souvent faussées par le fait des fécondations croisées entre les deux types, inévitables chez une espèce allogame comme *B. campestris* et qui affectent beaucoup plus les tétraploïdes. En effet, le pollen normal haploïde germe et pénètre dans les tissus du style beaucoup plus rapidement que le pollen diploïde (SCHVANITZ, 1942 ; DOWNEY et ARMSTRONG, 1962) ; il y a ainsi beaucoup plus fréquemment des embryons triploïdes sur les tétraploïdes que sur les diploïdes quand les deux types se trouvent dans des parcelles voisines. DOWNEY et ARMSTRONG constatent que ces embryons triploïdes, chez la navette, avortent très tôt, ce qui compromet la formation de graines mûres alors qu'HOWARD (1939) chez le chou et OLSSON et RUFELT (1948) chez la moutarde blanche trouvent des graines triploïdes se distinguant des diploïdes et des tétraploïdes par leur taille nettement plus petite. HÅKANSON (1958) confirme cette différence de comportement suivant les espèces ; il observe que les croisements de tétraploïdes par des diploïdes aboutissent souvent chez *B. oleracea* à la formation d'un embryon mûr, tandis que chez *B. campestris* l'avortement est général. Les rendements en graines inférieurs des tétraploïdes sont souvent dus également à une stérilité partielle dont les irrégularités méiotiques sont responsables ; il est toutefois possible, par plusieurs générations de sélection, d'améliorer notablement la fertilité plus ou moins compensée d'ailleurs par le fait que les graines sont plus grosses (ARMSTRONG, 1950 ; TANDON, 1952 ; PARTHASARATY et RAJAN, 1953 ; ASANA et al., 1959).

Par contre, les autotétraploïdes des espèces amphidiploïdes *B. napus* et *B. juncea* seraient généralement plus chétifs que les diploïdes (OLSSON, 1960). Il semblerait donc qu'indépendamment de la stérilité due aux irrégularités de la division, le nombre de 72 ou 76 chromosomes excède l'optimum pour les espèces de *Brassica*. Mais on ne peut affirmer qu'un état de ploïdie intermédiaire (54 chromosomes) dépasse cet optimum, d'autant plus que malgré l'homéologie des génomes, l'allopolyploïdie n'entraîne pas les mêmes conséquences que l'autopolyploïdie sur la fertilité.

3) ANALYSE DU GÉNOME DU COLZA

Le matériel constitué par les hybrides A B C à 27 chromosomes peut être employé dans un autre but. Au lieu de l'utiliser pour un travail de synthèse d'espèce nouvelle, on peut envisager de s'en servir pour un travail d'analyse du génome de *B. napus*, comme on pourrait d'ailleurs le faire à partir de colza haploïde. Bien que ce soit assez hypothétique, on peut supposer que les gamètes viables formés par les plantes à 27 chromosomes doivent posséder au moins un des génomes de base complet. Au lieu de sélectionner les plantes ayant les plus forts nombres chromosomiques, comme on doit le faire pour retrouver l'allohexaploïde à 54 chromosomes apparaissant à la suite de fusion de gamètes non réduits, on peut rechercher dans

la descendance des hybrides F1 entre *B. napus* et *B. nigra* les plantes qui possèdent au contraire le moins de chromosomes. Quelques générations de sélection devant permettre l'élimination progressive des chromosomes surnuméraires, on pourrait peut-être retrouver ainsi des types à 16, 18, 20 chromosomes, c'est-à-dire le *B. nigra* dont on est parti pour le croisement et les génomes AA et CC qui composaient le géniteur *B. napus*. Il serait particulièrement intéressant de voir à quels types actuels de *B. campestris* et *B. oleracea* ressembleraient ces plantes à 18 et 20 chromosomes.

CONCLUSION

Les diverses questions soulevées par l'utilisation des croisements interspécifiques pour l'amélioration du colza ont été discutées en fonction des nombreux travaux passés en revue. Nous avons vu en particulier, en discutant des caractéristiques des colzas synthétiques déjà obtenus, que ceux-ci ne semblent pas avoir apporté de qualités vraiment nouvelles à l'espèce. Mais il ne faudrait pas retirer de cette constatation une impression de pessimisme quant à l'efficacité éventuelle de tels travaux. Jusqu'à présent, un nombre relativement faible d'hybrides a été obtenu, et ceci à partir de types de croisements peu nombreux. La variabilité des deux espèces parentales et surtout les possibilités d'introduction de cette variabilité sont donc bien loin d'avoir été épuisées. Il est inévitable que l'état amphidiploïde doive masquer dans la plupart des croisements les mutations récessives d'un géniteur. Mais, parmi le très grand nombre de combinaisons possibles entre les divers types de chou et de navette, et, surtout si l'on sélectionne au préalable les deux géniteurs pour un caractère donné, il en est qui doivent permettre l'obtention de types nouveaux par rapport à ceux que l'on connaît chez le colza naturel. Pour augmenter les chances d'arriver à ce résultat, il faudrait donc, en premier lieu, améliorer sensiblement la réussite des croisements entre chou et navette. Les quelques moyens employés pour cela par divers auteurs ne semblent pas, dans l'ensemble, avoir donné de résultats très convaincants. Ils ont été choisis de façon assez empirique et jusqu'à présent, à notre connaissance, aucune étude systématique n'a été entreprise sur ce sujet. Dans chaque croisement on a surtout fait confiance au hasard pour obtenir quelques hybrides à partir de milliers de fleurs pollinisées. Il est certes intéressant d'obtenir le plus vite possible des types synthétiques. Mais il serait particulièrement utile de déterminer de façon assez précise les conditions qui pourraient permettre le maximum de succès dans les croisements. Une étude de ce genre, même si elle n'aboutit pas directement à l'obtention de colzas synthétiques variés, devrait cependant être très fructueuse puisqu'elle serait susceptible de multiplier l'efficacité de tous ces travaux.

Reçu pour publication en mars 1963.

SUMMARY

THE RELATIONSHIPS BETWEEN CULTIVATED SPECIES OF THE GENUS *BRASSICA* AND THE POSSIBILITIES OF IMPROVING RAPE (*BRASSICA NAPUS* L. VAR. *OLEIFERA* METZGER) BY MEANS OF INTERSPECIFIC CROSSES

Cytogenetic studies on the genus *Brassica* are briefly reviewed, with particular reference to those which have elucidated the genetic relationships between the cultivated species of this genus, i. e. the three basic species *Brassica nigra* KOCH, *B. oleracea L.*, *B. campestris L.* and their three amphidiploids, *B. carinata* A. Br. (a wild species), *B. juncea* COSS and *B. napus* L.

An examination is also described of the differend problems which may be involved in obtaining synthetic rapes by crosses between cabbage and turnip-rape, and their utilization in breeding. The two parental species show considerable variability which is not found in the natural amphidiploid. The various synthetic types obtained thus far suggest that it is rather difficult to introduce this variability to the rape. This may be explained by the intervention of various types of interrelationships between the genes of the two genomes involved. However, the relatively small number of synthetic rapes obtained up to the present time does not by any means exhaust all the possible combinations between the different parental types and all the chances of inducing new variability.

Another type of interspecific crosses leading to, the production of trigenomic hexaploids, may also be planned : crosses of *B. napus* L. with *B. nigra* KOCH are particulary relevant in this respect. Only a few projects along these lines have so far been carried out, as the utilization of this type of material in a breeding programme still seems rather utopian. It was considered worthwhile, however, to review this type of work and to discuss its potentialities, since the creation of a new, stable, fertile species, with the three basic genomes of the genus *Brassica*, is a particularly attractive concept, at least from the theoretical point of view.

ZUSAMMENFASSUNG

DIE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN KULTIVIERTEN ARTEN DER GATTUNG *BRASSICA* UND DIE MÖGLICHKEITEN DEN RAPS (*BRASSICA NAPUS* L. VAR. *OLEIFERA* METZGER) DURCH ARTKREUZUNGEN ZU VERBESSERN

Zytologische Untersuchungen der Gattung *Brassica* werden kurz besprochen, mit besonderer Berücksichtigung auf diejenigen, welche die genetischen Beziehungen zwischen den kultivierten Arten dieser Gattung, d. h. die drei Grundarten *Brassica nigra* KOCH, *B. oleracea* L., *B. campestris* L. und ihrer drei Amphidiploiden, *B. carinata* A. Br. (eine wilde Art), *B. juncea* COSS und *B. napus* L., geklärt haben.

Ausserden wird eine Untersuchung der verschiedenen Probleme, die beim Erhalten des synthetischen Rapses aus Kohl und Rübsen auftauchen mögen sowie ihrer Nutzbarmachung in der Züchtung beschrieben. Die zwei Eltern weisen eine neträchtliche Variationbreite auf, die nicht in dem natürlichen Amphidiploid vorhanden ist. Die verschiedenen bis jetzt erhaltenen synthetischen Typen lassen versuten, dass es ziemlich schwierig ist, diese Variationbreite auf den Raps zu übertragen. Dies kann vielleicht durch den Einfluss der Beziehungen zwischen den Genen der beiden beteiligten Genome erklärt werden. Die relativ Anzahl synthetischer Rapssorten, die man bis heute erhalten hat, erschöpft aber durchaus nicht alle möglichen Kombinationen der verschiedenen Elterntypen und alle Möglichkeiten eine breitere Variation einzuführen.

Andere Artkreuzung en Welche die Produktion von trigenomischen hexaploiden hervorrufen kann, gleichfalls ins Auge gefasst werden. Kreuzungen von *B. napus* L. mit *B. nigra* KOCH sind in dieser Beziehung von besonderer Bedeutung. Nur wenige Projekte sind in dieser Richtung verwirklicht worden, da die Nutzbarmachung eines solchen Materials in einem Selektionsprogramm noch ziemlich utopisch erscheint. Es wurde jedoch für lohnend gehalten, eine solche Arbeit und ihre Möglichkeiten zu besprechen, da ja die Züchtung eines neuen stabilen, fruchtbaren Spezies mit drei Grundgenomen der genus *Brassica* (wenigstens vom theoretischen Gesichtspunkt aus) besonders interessant scheint.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALAM Z., 1936. Cytological studies of some Indian oleiferous Cruciferae. III. *Ann. Bot. G. B.*, **50**, 85-102.

ANDERSSON G., OLSSON G., 1959. Cruciferen-Ölpflanzen. *Handbuch der Pflanzenzüchtung*, **5**, 1-66.

ARMSTRONG J. M., 1950. A tetraploid form of annual rape induced by colchicine. *Trans. Roy. Soc. Can.*, **44**, Série III, Sect. V, 21-38 (in *Plant Breed. Abstr.*, **21**, 2922).

ASANA R. D. et *al.*, 1959. A comparative study of a diploïd and induced tetraploïd of *Brassica campestris* var. *Toria*. I. Observations on morphological characters related to yield. *Indian J. Plant Physiol.*, **2**, 9-20 (in *Hort. Abstr.*, **30**, 2534).

BATEMAN A. J., 1955. Self incompatibility systems in Angiosperms. III. Cruciferae. *Heredity*, **9**, 53-68.

BECKER T., 1952. Siebenjährige blütenbiologische Studien an den Cruciferen *Brassica napus* L., *B. rapa* L., *B. oleracea* L., *Raphanus* L., und *Sinapis* L. II. *Z. Pfl. Zücht.*, **31**, 72-103.

BROCK R. D., 1954. Hormone induced pear apple hybrids, *Heredity*, **8**, 421-429.

CATCHESIDE D. G., 1934. The chromosomal relationships in the swede and turnip /groups of *Brassica*. *Ann. Bot. G. B.*, **48**, 601-634.

CATCHESIDE D. G., 1937. Secondary pairing in *Brassica oleracea*. *Cytologia*, Fujii Jub. Vol., 366-378 (in *Plant Breed. Abstr.*, **9**, 521).

CHOPINET R., 1942. Sur quelques hybrides expérimentaux interspécifiques et intergénériques chez les Crucifères. *C. R. Acad. Sci.*, **215**, 545-547.

CHOPINET R., 1943. Sur le comportement du croisement tétraploïde Colza × Chou de Bruxelles (× *Brassica napoleracea*). *Rev. Sci.*, **81**, 511-512.

CHOPINET R., 1947. Nos choux cultivés, leurs relations génétiques et la nomenclature moderne. *Rev. Hort.*, **20**, 435-440.

CRANE M., 1943. The origin and relationship of the *Brassica* crops. *J. Hort. Sci.*, **68**, 172-174.

DAVEY V. Mc. M., 1959. Cultivated Brassiceae : Information available to the breeder. *Scot. Pl. Breed. Stat. Rep.*, 23-62.

DAVIES D. R., WALL E. T., 1960. Effect of gamma radiation on interspecific incompatibility within the genus *Brassica*. *Z. für Vererb.*, **91**, 45-51.

DOWNEY R. K., ARMSTRONG J. M., 1962. Intercompatibility and performance of diploid and derived tetraploid rape. *Canad. J. Plant Sci.*, **23**, 672-680.

FRANDSEN H. N., WINGE Ø., 1932. *Brassica napocampestris* a new constant amphidiploid species hybrid. *Hereditas*, **16**, 212-219.

FRANDSEN K. J., 1941. Contributions to the cytogenetics of *Brassica napus*, *B. campestris* and their hybrids, also of the amphidiploïd *B. napocampestris*. *K. Vet. Hojsk. Aarrskr.*, 59-90 (in *Plant Breed. Abstr.*, **17**, 263).

FRANDSEN K. J., 1943. The experimental formation of *Brassica juncea* CZERN. et COSS. *Dansk Bot. Ark.* **4**, 1-17.

FRANDSEN K. J., 1947. The experimental formation of *Brassica napus* L. var. *oleifera* D. C. and *Brassica carinata* BRAUN. *Dansk. Bot. Ark.*, **7**, 1-16.

GATES R., 1953. Wild cabbages an the effects of cultivation. *J. Genet.*, **51**, 363-372.

GOTOH T., 1959. A digenomic triploid plant obtained by an interspecific cross in *Brassica* and its next generation progenies. *Jap. J. Breeding*, **9**, 107.

HAGA T., 1938. Relationship of genom to secondary pairing in *Brassica*. *Jap. J. Genetics*, **13**, 277-284 (in *Plant Breed. Abstr.*, **8**, 122).

HAGBERG A., 1955. Synthesis of swede. *Soil Crops Anim. Swed. Agric. Res. Year Book* (in *Plant Breed. Abstr.*, **27**, 188).

HOFFMAN W., PETERS R., 1958. Versuche zur Herstellung synthetischer und semi-synthetischer Rapsformen. *Züchter*, **28**, 40-51.

HONMA S., HEECKT O., 1960. Results of crossing *Brassica pekinensis* (Lour) RUPR. with *Brassica oleracea* L. var. *acephala* D. C. *Euphytica*, **9**, 243-246.

HOSODA T., 1946. On the dimensions of F1 seeds in crosses among *Brassica, Raphanus, Sinapis*. *Agric. and Hortic. Tokyo*, **21**, 516 (Abstr. in *Heredity*, **4**, 401).

HOSODA T., 1950. On new types of *Brassica napus* obtained from artificial amphidiploïd. I. A new type as a forage crop. *Jap. J. Breeding*, **4**, 91-95.

HOSODA T., 1952. On breeding new types of *Brassica napus*. II. Hybrids of the $n = 10$ group. obtained in the course of breeding. *Jap. J. Breeding*, **1**, 198 (in *Plant Breed. Abstr.*, **23**, 1284).

HOSODA T., 1953. On the breeding of *Brassica napus* obtained from artificially induced amphidiploids II. Fertility or artificially induced *napus* plants. *Jap. J. Breeding*, **3**, 44-50.

HOWARD H. W., 1939 *a*. The size of seeds in diploid and autotetraploid *Brassica oleracea* L. *J. Genet.*, **38**, 325-340.

Howard H. W., 1939 *b*. The cytology of autotetraploid kale, *B. oleracea* L. *Cytologia Tokyo*, **10**, 77-87.

Howard H. W., 1942 *a*. Self incompatibility in polyploid forms of *Brassica* and *Raphanus*. *Nature G. B.*, **149**, 302-303.

Howard H. W., 1942 *b*. The effect of polyploidy and hybridity on seed size in crosses between *Brassica chinensis*, *B. carinata*, amphidiploid *B. chinensis-carinata*, and autotetraploid *B. chinensis*. *J. Genet.*, **43**, 105-119.

Håkanson A., 1956. Seed development of *Brassica oleracea* and *B. rapa* after certain reciprocal pollination. *Hereditas*, **42**, 373-396.

Iwasa S., 1951. Studies on artificial triploid and hexaploid *Brassica* types having the three genomes A B C (en japonais). *Sci. Bull. Fac. Agric. Kyushu Univ.*, **13**, 90-99 (in *Plant Breed. Abstr.*, **24**, 1202).

Kadota T., Ito K., 1952. On improvement in fertility and inactivation of self incompatibility in the progenies autotetraploid *Brassica pekinensis*. *Jap. J. Breed.*, **1**, 151-155 (in *Plant Breed. Abstr.*, **23**, 1530).

Karpechenko G. D., 1922. The number of chromosomes and the genetic correlation of cultivated cruciferae. *Bull. Appl. Bot. Genet. Pl. Breed.*, **13**, 3-14.

Karpechenko G. D., 1937. Experimental production of tetraploid hybrids *Brassica oleracea* L. × *B. carinata* Al. Braun. *Bull. Appl. Bot., Leningrad*, Sér. II, **7**, 53-68.

Komatsu T., 1936. Investigations in progeny of haploid plants and embryo sac formation by diploid and haploid plants of *Brassica napus* (en japonais). *Proc. Crop. Sci. Soc. Japan*, **8**, 364-372 (in *Plant Breed. Abstr.*, **9**, 302).

Kuriyama H., Watanabe Y., 1955. Studies on the haploid plant of *Brassica carinata*. *Jap. J. Breed.*, **5**, 1-5.

Lewis D., 1947. Competition and dominance of incompatibility alleles in diploid pollen. *Heredity*, **1**, 85-108.

Lewis D., 1954. Incompatibility in relation to physiology genetics and evolutionary taxonomy. 8e *Congr. Intern. Bot.*, Sect. 10, 124-132.

Lewis D., Crowe L., 1958. Unilateral interspecific incompatibility in flowering plants. *Heredity*, **12**, 233-256.

Mitzukuri Y., 1956. Chromosome studies of *Brassica* in Japan. II. Chromosome numbers and karyotypes of cultivated *Brassicas*. *Bull. Col. Agric. Veter. Sci. Nihon Univ.*, **5**, 21-34.

Mizushima U., 1944 *a*. Studies on some auto and allopolyploids made in Brassica, Eruca and Raphanus. *Agric. and Hort. Tokyo*, **19**, 743-744. (Abstr. in *Heredity*, **4**, 399).

Mizushima U., 1944 *b*. Some amphidiploids in Cruciferae. (I-IV). *Breed. and Hort. Tokyo*, **2**, 401-404, 441-444, 481-483, 515-516 (Abstr. in *Heredity*, **4**, 400).

Mizushima U., 1950 *a*. Karyogenetic studies of species and genus hybrids in the tribe Brassiceae of Cruciferae. *Tohoku J. Agric. Res.*, **1**, 1-14 (in *Plant Breed. Abstr.*, **21**, 1931).

Mizushima U., 1950 *b*. On several artificial allopolyploids obtained in the tribe Brassiceae of Cruciferae. *Tohoku J. Agric. Res.*, **1**, 15-27 (in *Plant Breed. Abstr.*, **21**, 1932).

Mizushima U., 1952. Études caryogénétiques sur le genre *Brassica* (en japonais). Gihodo Tokyo.

Mizushima U, Katsuo K., 1953. On the fertility of artificial amphidiploïd between *Brassica nigra* coh and *B. oleracea* L. *Tohoku J. Agric. Res.*, **4**, 1-14.

Mohammad A., Sikka S. M., 1940. Pseudogamy in genus *Brassica*. *Curr. Sci.*, **9**, 280-282 (in *Plant Breed. Abstr.*, **11**, 57).

Mohammad A., Sikka S. M., 1941. Cytological investigations in raya (*B. juncea*), toria (*B. napus* var. *dichotoma*) and F1 hybrids between them. *Proc. 28th. Ind. Sci. Congr. Benarès*, p. 259 (in *Plant Breed. Abstr.*, **12**, 681).

Morinaga T., 1929 *a*. Interspecific hybridization in *Brassica*. I. The cytology of F1 hybrids of *Brassica napella* and various other species with 10 chromosomes. *Cytologia*, **1**, 16-29.

Morinaga T., 1929 *b*. Interspecific hybridization in *Brassica*. II. The cytology of F1 hybrids of *Brassica cernua* and various other species with 10 chromosomes. *Jap. J. Bot.*, **4**, 277-289.

Morinaga T., 1929 *c*. Interspecific hybridization in *Brassica*. III. The cytology of F1 hybrids of *B. cernua* and *B. napella*. *J. Dep. Agric. Kyushu Imp. Univ.*, **2**, 199-206.

Morinaga T., 1931. Interspecific hybridization in *Brassica*. IV. The cytology of F1 hybrids of *Brassica carinata* and some other species with 10 chromosomes. *Cytologia*, **3**, 77-83.

Morinaga T., 1933. Interspecific hybridization in *Brassica*. V. The cytology of F1 hybrids of *B. carinata* and *B. alboglabra*. *Jap. J. Bot.*, **6**, 467-475.

Morinaga T., 1934. Interspecific hybridization in *Brassica*. VI. The cytology of F1 hybrids of *B. juncea* and *B. nigra*. *Cytologia*, **6**, 62-67.

Morinaga T., Fukushima E., 1933. Karyological studies on a spontaneous haploid mutant in *Brassica napella*. *Cytologia*, **4**, 457-460.

Morinaga T., Kuruyama H., 1937. On the autopolyploids of the rape. *Cytologia*, Fuju Jub. Vol., 967-969.

Nagaharu U., 1934. An artificial synthesis of *Brassica napus* (en japonais). *Plant Breed. News*, **9**. 965-966 (in *Plant Breed. Abstr.*, **14**, 896).

Nishi S., Kawata J., Toda M., 1959. On the breeding of interspecific hybrids between two genomes « C » and « A » of *Brassica* through the application of embryo-culture technique. *Jap. J. Breed.*, **8**, 215-222.

NISHI S., KAWATA J., TODA M., 1961. Studies on the embryo culture of cruciferous vegetables. I. On the conditions required for embryo culture of immature embryos of cabbage and *B. pekinensis* (en japonais). *Bull. Nat. Inst. Agric. Sci.*, Sér. E, **9**, 59-127 (in *Plant Breed. Abstr.*, **32**, 2566).

NOGUCHI Y., 1928. Cytological studies on a case of pseudogamy in the genus *Brassica*. *Proc. Imp. Acad., Japan*, **4**, 617-619.

OLSSON G., 1947. L'importance des méthodes modernes de sélection dans l'amélioration des oléagineux. (en suédois). *Sver. Utsädesför. T.*, **57**, 81-91.

OLSSON G., 1949. The crossing ability between different species of *Brassica*. *Sver. Utsädesför. T.*, **59**, 193-195.

OLSSON G., 1953. Études sur l'autofertilité du colza artificiel (en suédois). *Kgl. Landbruksakad. T.*, **92**, 394-402.

OLSSON G., 1954 *a*. Crosses between *Brassica napus* L. and Japanese *Brassica napella* CHAIX. *Hereditas*, **40**, 249-251.

OLSSON G., 1954 *b*. Crosses within the *campestris* group of the genus *Brassica*. *Hereditas*, **40**, 398-417.

OLSSON G., 1960 *a*. Species crosses within the genus *Brassica*. I. Artificial *Brassica juncea* COSS. *Hereditas*, **46**, 171-223.

OLSSON G., 1960 *b*. Species crosses within the genus *Brassica*. II. Artificial *Brassica napus* L. *Hereditas*, **46**, 351-386.

OLSSON G., 1960 *c*. Self incompatibility and outcrossing in rape and white mustard. *Hereditas*, **46**, 241-252.

OLSSON G., HAGBERG A., 1955. Investigations on haploid rape. *Hereditas*, **41**, 227-237.

OLSSON G., JOSEFSSON A., HAGBERG A., ELLERSTROM S., 1955. Synthesis of the ssp. *rapifera* of *Brassica napus*. *Hereditas*, **41**, 241-249.

OLSSON G., PERSSON B., 1958. The degree of vicinism and self incompatibility in rape. *Sver. Utsädesför. T.*, **68**, 74-78.

OLSSON G., RUFFELT B., 1948. Spontaneous crossing between diploid and tetraploid *Sinapis alba*. *Hereditas*, **34**, 351-365.

PARTHASARATHY N., RAJAN S., 1953. Studies on the fertility of autotetraploïds of *Brassica campestris* var. *Toria*. *Euphytica*, **2**, 25-36.

PERSSON A. R., APELAND J., 1960. Evolutionary and agricultural values of polyploidy with special reference to *Brassica* and *Raphanus*. *Meld. Norges Lantbrukshoegsk.*, **39**, 1-25.

RAMANUJAN S., 1941. A haploid plant in toria (*Brassica campestris* L.). *Proc. Indian Acad. Sci.*, Sect. B, **14**, 25-34 (in *Plant Breed. Abstr.*, **12**, 349).

RAMANUJAN S., DESHMUKH M., 1945. Colchicine induced polyploidy in crop plants. *Indian J. Genet. Pl. Breed.*, **5**, 63-81.

RAMANUJAN S., SRINIVASACHAR D., 1943. Cytogenetics investigations in the genus *Brassica* and the artificial synthesis of *Brassica juncea*. *Indian J. Genet. Pl. Breed.*, **3**, 73-88.

RICHHARIA R. H., 1937. Cytological investigation of 10 chromosomes species of *Brassica* and their F1 hybrids. *J. Genet.*, **34**, 45-55.

RIVES M., 1957. Études sur la sélection du colza d'hiver. *Ann. Amélior. Plantes*, **7**, 61-107.

RÖBBELEN G., 1960 *a*. Über die Kreuzungsunverträglichkeit verschiedener *Brassica* Arten als Folge eines gehemmten Pollenschlauchwachstums. *Züchter*, **30**, 300-312.

RÖBBELEN G., 1960 *b*. Beiträge zur Analyse des *Brassica* Genomes. *Chromosoma*, **11**, 205-298.

RUDORF W., 1950. Über die Erzeugung und die Eigenschaften synthetischer Rapsformen. *Z. Pfl. Zücht.*, **29**, 35-44.

RUDORF W., 1958. Experimentell aus ihren Ursprungsarten hergestellte Rapsformen im Vergleich mit natürlich Raps. *Fette und Seifen*, **60**, 635-637.

SAMPSON D. R., 1957. The genetics of self and cross incompatibility in *Brassica oleracea*. *Genetics*, **42**, 253-263.

SAMPSON D. R., 1962. Intergeneric pollen-stigma incompatibility in the Cruciferae. *Canad. J. Genet. Cytol.*, **4**, 38-49.

SASAOKA T., 1930. Karyological observations in different interspecific hybrids of *Brassica*. *Jap. J. Genet.*, **6**, 20-32.

SCHCHAVINSKAYA S. A., 1937. Tetraploid cabbage obtained by means of regeneration. *Bull. Appl. Bot. Genet. Pl. Breed.*, Sér. II, **7**, 13-36.

SCHWANITZ F., 1942. Über die Pollenkeimung einiger diploider Pflanzen und ihrer Autotetraploiden in kunstlichen Medien. *Züchter*, **14**, 273-282.

SHIBATA K., 1955. Self and cross incompatibility in autotetraploid *Brassica pekinensis*. I. Primary and secondary crosses of individuals completely homozygote for the relevant oppositional genes. *Jap. J. Genet.*, **30**, 211-217.

SHIBATA K., 1956. Self and cross incompatibility in autotetraploids of *Brassica pekinensis*. II. Gene analysis in the offspring originated from several secondary crosses. *Jap. J. Genet.*, **31**, 22-29.

SHIBATA K., 1957. Self and cross incompatibility in autotetraploïd *Brassica pekinensis*. III. Gene analysis of individuals originating from S1S1S1S4 and S1S1S4S4. *J. Agr. Sci. Tokyo*, **3**, 185-191 (en japonais) (in *Plant Breed. Abstr.*, **28**, 2321).

SIKKA S. M., 1940 *a*. Cytogenetics of *Brassica* hybrids and species. *J. Genet.*, **40**, 441-509.

SIKKA S. M., 1940 *b*. Species formation and economic utility of amphidiploids in *Brassica*. *Proc. 27th. Ind. Sci. Congr. Madras*, p. 221 (in *Plant Breed. Abstr.*, **11**, 58).

SINGH D., 1958. *Rape and Mustard*. 105 p.

SINSKAIA E. N., 1927. Geno-systematical investigations of cultivated *Brassica*. *Bull. Appl. Bot. Genet. Pl. Breed.*, **17**, 3-166.

SINSKAIA E. N., 1928. The oleiferous plants and root crops of the family Cruciferae. *Bull. Appl. Bot. Genet. Pl. Breed.*, **19**, 1-648.

SINSKAIA E. N., 1960. Corrections to the systematics and phylogeny of forage, vegetable and oil plants of the family Cruciferae (en russe). *Bull. Appl. Bot. Genet. Pl. Breed.*, **33**, 233-250.

SWAMINATHAN M. S., SULBHA K., 1959. Multivalent frequency and seed fertility in raw and evolved tetraploids of *Brassica campestris* var. *Toria*. *Z. für Vererb.*, **90**, 385-392.

TANDON S. L., 1952. Some physiological aspects of autotetraploidy in *Brassica campestris* L. var. *Sarson* PRAIN *Sci. Cult.*, **18**, 4041 (in *Plant Breed. Abstr.*, **23**, 568).

THOMPSON K., 1956. Production of haploid plants of marrow-stem kale. *Nature G. B.*, **178**, 748.

THOMPSON K., 1957. Self incompatibility in marrow-stem kale. I. Demonstration of a sporophytic system. *J. Genet.*, **55**, 45-60.

TORSSELL B., 1959. Hardiness and survival of winter rape and winter turnip rape. *Växtodling*, **15**, 168 p.

TURESSON G., NORDENSKIÖLD H., 1943. Chromosome doubling and cross-combinations in some oleiferous plants. *Lantbrukshoegsk. Ann.*, **11**, 201-206.

U N, 1935. Genome analysis in *Brassica* with special reference to the experimental formation of *Brassica napus* and peculiar mode of fertilization. *Jap. J. Bot.*, **7**, 389-452.

WATKINS A. E., 1932. Hybrid sterility and incompatibility. *J. Genet.*, **25**, 125-162.

YARNELL S. H., 1956. Cytogenetics of the vegetable crops. II. Crucifers. *Bot. Rev.*, **22**, 81-166.

Ann. Amélior. Plantes, 1963, **13** (3), 253-268

SUR L'APPRÉCIATION DE LA VALEUR BOULANGÈRE DANS DIVERS PAYS EUROPÉENS (1)

J. PAQUET

Station d'Amélioration des Plantes, Centre de Recherches agronomiques du Massif central, Clermont-Ferrand (Puy-de-Dôme)

SOMMAIRE

Cette note a pour objet :

1°) de préciser les difficultés auxquelles se heurte un sélectionneur de blé tendre qui désire créer une variété capable de satisfaire, du point de vue valeur boulangère, l'ensemble des principaux utilisateurs européens ;

2°) d'apporter une contribution à la recherche des critères les mieux adaptés à un tel choix.

INTRODUCTION

En général, à l'intérieur d'un pays déterminé, les normes de valeur boulangère sont assez bien définies. Malheureusement les critères permettant d'établir le classement sont souvent différents d'un pays à l'autre.

Ainsi, en France, on utilise l'Alvéographe CHOPIN. Par contre, en Belgique, Allemagne, Hollande, c'est l'essai de panification assorti d'un plus ou moins grand nombre de critères partiels qui est utilisé.

La technique de panification est, elle-même, très différente d'un pays à l'autre. Ainsi, la pâte fermentée peut être cuite dans des moules, ou au contraire façonnée et enfournée telle quelle. D'autre part, suivant la législation en vigueur dans chaque pays, l'addition aux pâtes de certains améliorants chimiques est autorisée ou interdite. Nous verrons plus loin que, lorsqu'une même variété est classée différemment dans deux pays, les résultats de l'essai de panification suivant la technique locale reflètent presque toujours cette différence.

(1) Exposé fait à l'Institut de Recherches de Detmold (Allemagne) lors des « Journées des céréales », de février 1963.

Ces quelques exemples, entre autres, montrent combien il est difficile de donner une définition précise et générale de la valeur boulangère.

Devant ces faits on comprend « l'angoisse » du sélectionneur à qui l'on demande de créer des blés reconnus comme de bonne valeur boulangère, non seulement sur le marché national mais sur les marchés étrangers.

C'est pourquoi il est apparu nécessaire de rechercher parmi les critères de valeur boulangère couramment utilisés ceux qui permettent le choix le plus conforme à l'opinion de l'ensemble des utilisateurs.

C'est dans ce but qu'a été conçu il y a maintenant cinq ans l'essai dont je vais, brièvement, donner le compte rendu.

Cet essai est limité à l'étude de la valeur boulangère prise dans le sens strict de « qualité des blés destinés à entrer dans la fabrication du pain », à l'exclusion de toutes autres fabrications (biscottes, biscuits, pâtisseries, pain mixte blé-seigle, etc.).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La 1re difficulté résidait dans le choix des variétés à retenir. Elles devaient :

1°) Être de rythmes de végétation peu différents, afin qu'un accident climatique bref (coup de chaleur par exemple) ne soit par supporté uniquement par l'une d'elles et vienne ainsi fausser le classement ;

2°) Être adaptées localement ;

3°) Être aussi différentes que possible du point de vue aptitudes boulangères.

En fonction de ces 3 points, dix variétés françaises de Blé d'automne ont été retenues dans l'échelle de classement fournie par l'Alvéographe CHOPIN qui est le critère servant actuellement en France de base officielle au classement de valeur boulangère des variétés de blé :

Magdalena et *Blé des Dômes* : W très fort,
Ardennes : W fort,
Vague d'épis, *Cappelle* et *Hybride de la Noue* : W moyen,
Heurtebise et *Blé du Mesnil* : W faible.
Hybride de Bersée et *Vilmorin 23* : W très faible.

Ces 10 variétés ont été semées 3 années de suite (1958, 1959, 1960) à la ferme expérimentale de la Station d'Amélioration des Plantes de Clermont-Ferrand, en un essai randomisé à 3 répétitions.

Après récolte et stockage d'1 mois les 3 répétitions de chaque variété étaient mélangées et homogénéisées. Des échantillons étaient ensuite envoyés aux laboratoires spécialisés suivants :

— Bundesforschungsanstalt für Getreideverarbeitung à Detmold (Allemagne) ;
— Laboratoire central du Ministère du ravitaillement et des importations à Bruxelles (Belgique) ;
— Laboratoire d'étude et de contrôle de la qualité des blés français à Paris (France) ;
— Nederlands Graan-Centrum (1) à Wageningen (Hollande) et, à partir de 1959 :
— Station de recherches de l'État pour l'amélioration des plantes de grande culture à Gembloux (Belgique).

Chacun de ces laboratoires analyse la série d'échantillons suivant ses techniques habituelles, donne les résultats détaillés pour chaque critère utilisé et classe les variétés par ordre de valeur boulangère. Chaque année les variétés sont réparties en 4 classes principales I, II, III, IV et 3 interclasses I-II, II-III, III-IV, la variété présentant la valeur boulangère la plus élevée étant classée en I et la plus faible en IV.

(1) Les analyses ont été effectuées par les laboratoires des Moulins Noury et Van der Lande à Deventer.

RÉSULTATS

Avant d'entamer le vif du sujet, il est nécessaire de dire quelques mots sur les analyses concernant la valeur meunière dans cet essai. Elles peuvent, éventuellement, mettre en relief certains accidents (grains germés par exemple) susceptibles de modifier la valeur boulangère de l'échantillon, sans que le facteur variétal soit en cause.

De l'examen des diverses analyses[1], il ressort qu'il n'y a pas de différence de valeur meunière suffisante pour altérer le classement de valeur boulangère. C'était d'ailleurs, je pense, à prévoir dans le cadre précis de cet essai où les échantillons :

— étaient propres,

— présentaient le même taux d'humidité,

— provenaient de variétés à rythme de végétation assez semblables et cultivées dans des conditions identiques.

CLASSEMENTS VARIÉTAUX

Sur la figure 1 sont portés :

— en ordonnée le classement de valeur boulangère,

— en abcisse les laboratoires qui ont fourni un classement.

Pour un premier groupe de variétés les classements entre laboratoires diffèrent fort peu, d'une classe au maximum. Dans ce groupe on trouve :

— une variété à forte valeur boulangère : *Magdalena,*

— puis 2 variétés de valeur boulangère intermédiaire : *Ardennes* et *Vague d'épis,*

— et enfin 2 variétés de faible valeur boulangère : *Vilmorin* 23 et *Hybride de Bersée.*

Ces cinq variétés constituent l'échelle témoin type dans laquelle *Magdalena* représente la classe I, *Vilmorin* 23 et *Hybride de Bersée* la classe IV, *Ardennes* la classe II, et *Vague d'épis* la classe II-III.

Dans le second groupe figurent 3 variétés dont le classement suivant les laboratoires est très différent (écart d'au moins 2 classes) : *Blé des Dômes, Cappelle, Heurtebise.*

Enfin un groupe intermédiaire de 2 variétés dont, entre laboratoires, le classement diffère de plus d'une classe et de moins de 2 classes : *Hybride de la Noue* et *Blé du Mesnil.*

C'est à partir de ces 3 groupes que nous allons essayer d'apprécier les possibilités d'utilisation, en sélection, des différents critères de valeur boulangère étudiés dans l'essai.

[1] Les critères utilisés dans cet essai portaient sur : l'état du grain (grains germés indice LEMMERZAHL, grains échaudés : pourcentage, note d'échaudage PAQUET, teneur en cendres du grain), les propriétés physiques du grain (poids de 1000 grains, poids à l'hectolitre), le rendement (taux d'extraction en farine, sons, gruaux, semoules), le taux de cendres de la farine.

Pour être utilisable de façon valable, un critère doit, en effet, permettre :
— de classer les 5 variétés du 1er groupe dans leur ordre respectif,
— d'éliminer les 3 variétés du second groupe,
— d'éliminer ou de classer à leur moyenne de classement (III-IV) les 2 variétés du 3e groupe.

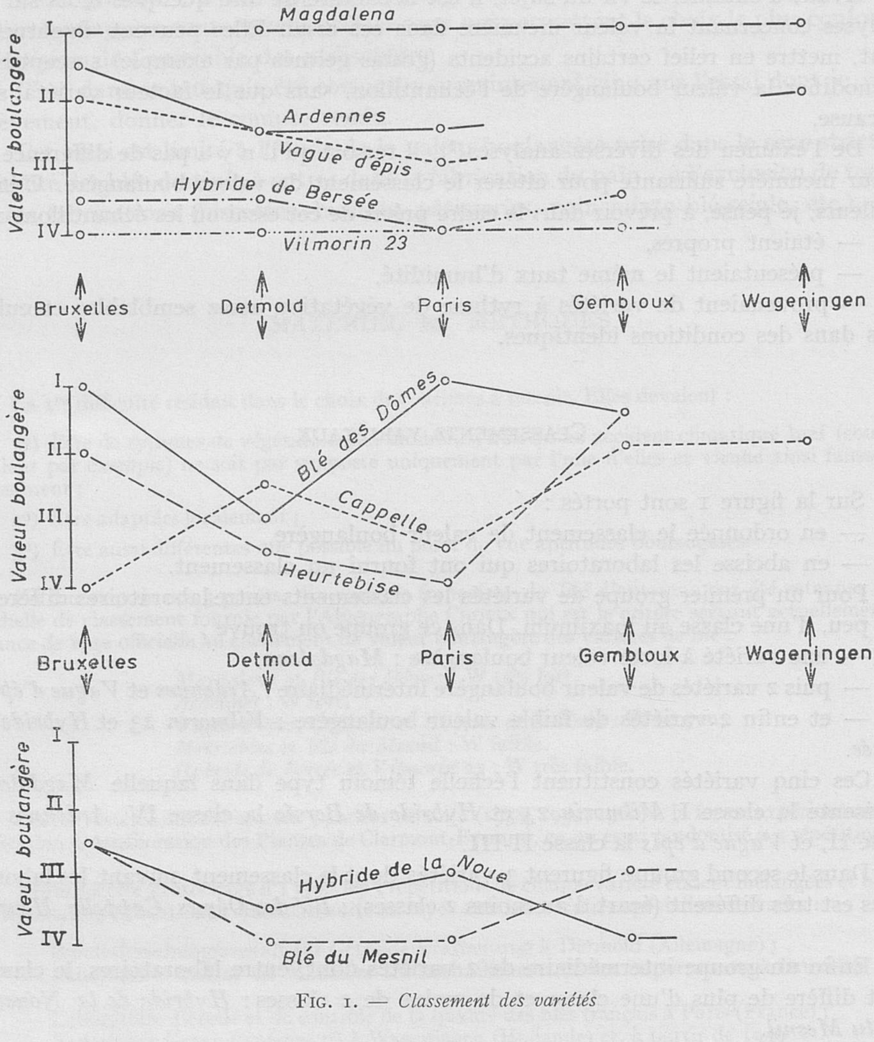


FIG. 1. — *Classement des variétés*

ÉTUDE DES CRITÈRES

Suivant le modèle utilisé pour le classement variétal de valeur boulangère, les résultats sont répartis pour chaque critère en 7 classes : I, I-II, II, II-III, III, III-IV, IV. Les limites de classe sont obtenues en divisant par 7 la différence entre la valeur la plus élevée et la valeur la plus faible dans l'essai. Les résultats présentés dans les fig. 2 à 7 sont les moyennes des 3 années d'essais.

Critères de panification

Sur la fig. 2 sont portés les résultats fournis par la prise en considération des 3 critères les plus fréquemment utilisés dans l'essai (1) :

— *Taux d'hydratation boulangère de la farine,*
— *Volume du pain* (2),
— *Taille des alvéole panaires.*

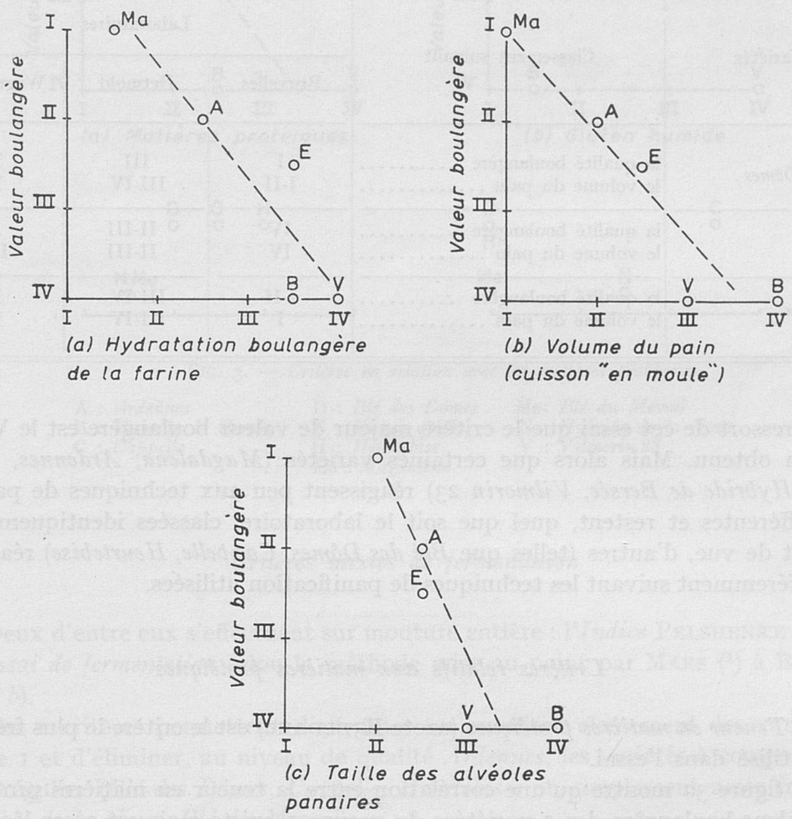


FIG. 2. — *Critères de panification*
(A : *Ardennes,* B : *Hybride de Bersée,* E : *Vague d'épis,* Ma : *Magdalena,* V : *Vilmorin* 23)

Ceux-ci donnent, comme on pouvait s'y attendre, un classement extrêmement valable des 5 variétés du 1er groupe. Il faut cependant noter que l'appréciation de la taille des alvéoles panaires, en fonction de l'échelle de DALLMANN, n'apporte que peu de renseignements : les variétés *Magdalena, Ardennes, Vague d'épis* et *Vilmorin* 23 sont classées très près les unes des autres. Cela peut être dû au fait qu'elles se différencient peu de ce point de vue.

(1) Autres critères de panification utilisés dans l'essai : poids et rendement en pain ; consistance, élasticité et goût de la mie ; couleur de la croûte ; « Backzahl », « Wertzahl » ; facteur de NEUMANN, volume du pain pour une mie de 7.

(2) Volume du pain pour la cuisson dite « en moule ». Les différences variétales de volume du pain pour la cuisson « sur sole » n'étaient pas significatives au seuil P = 0,05.

L'importance de la connaissance du Volume du pain ressort encore mieux lorsque l'on examine les résultats concernant les variétés du second groupe c'est-à-dire celles dont le classement varie beaucoup suivant les laboratoires. Le classement individuel de valeur boulangère des 3 blés de ce groupe est, en effet, en étroite corrélation avec le volume du pain obtenu dans chaque laboratoire comme le montre le tableau ci-après :

Variétés	Classement suivant	Laboratoires		
		Bruxelles	Detmold	Wageningen
Blé des Dômes	la qualité boulangère	I	III	IV
	le volume du pain	I-II	III-IV	IV
Cappelle	la qualité boulangère	IV	II-III	II
	le volume du pain	IV	II-III	I-II
Heurtebise	la qualité boulangère	I-II	III-IV	IV
	le volume du pain	I	III-IV	IV

Il ressort de cet essai que le critère majeur de valeur boulangère est le Volume de pain obtenu. Mais alors que certaines variétés (*Magdalena, Ardennes, Vague d'épis, Hybride de Bersée, Vilmorin* 23) réagissent peu aux techniques de panification différentes et restent, quel que soit le laboratoire, classées identiquement de ce point de vue, d'autres (telles que *Blé des Dômes, Cappelle, Heurtebise*) réagissent très différemment suivant les techniques de panification utilisées.

Critères relatifs aux matières protéiques

La *Teneur en matières protéiques* (azote KJELDAHL) est le critère le plus fréquemment utilisé dans l'essai.

La figure 3*a* montre qu'une corrélation entre la teneur en matières protéiques et la valeur boulangère des 5 variétées du groupe 1 existe mais est assez lâche. En effet, celles qui présentent un taux moyen ou assez élevé de matières protéiques n'apparaissent pas forcément comme de bonne valeur boulangère. Ainsi, *Hybride de Bersée*, qui a une teneur moyenne en matières protéiques notablement plus élevée que celle de *Vilmorin* 23 (11,8 contre 8,8), est de la même classe de valeur boulangère. Ce qui laisse supposer que la qualité des protéines d'*Hybride de Bersée* est inférieure à celle des protéines de *Vilmorin* 23.

Dans le même ordre d'idées, nous pouvons remarquer que *Blé du Mesnil* et *Hybride de la Noue* présentent un taux moyen de protéines compris entre ceux d'*Ardennes* (12,9) et de *Magdalena* (12,0) alors que leur valeur boulangère est bien inférieure.

En ce qui concerne le *Gluten sec* et le *Gluten humide* (fig. 3 *b*), nous pouvons faire les mêmes remarques, les différences dues à la qualité du gluten étant peut-être encore plus accusées. Ce fait est particulièrement net pour *Hybride de Bersée*.

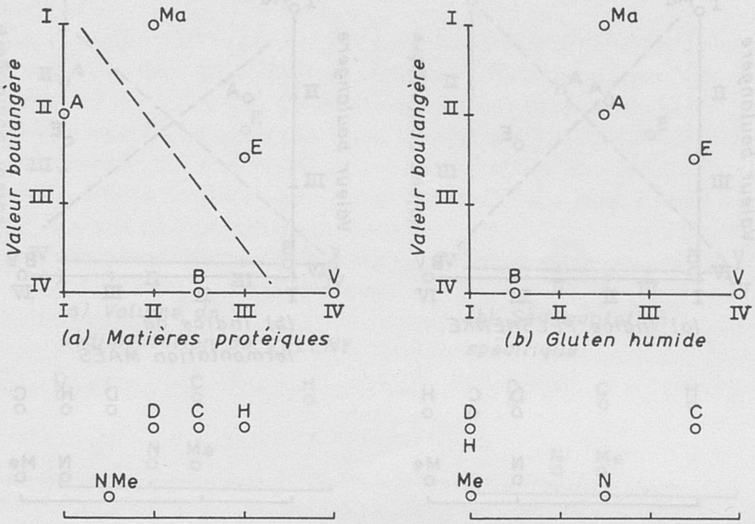


FIG. 3. — *Critères en relation avec les matières protéiques*

A : *Ardennes* — B : *Hybride de Bersée* — C : *Cappelle* — D : *Blé des Dômes* — E : *Vague d'épis* — H : *Heurtebise* — Ma : *Magdalena* — Me : *Blé du Mesnil* — N : *Hybride de la Noue* — V : *Vilmorin 23*

Critères mixtes de fermentation

Deux d'entre eux s'effectuent sur mouture entière : l'*Indice* PELSHENKE (fig. 4 *a*) et l'*Essai de fermentation* selon la méthode mise au point par MAES ([1]) à Bruxelles (fig. 4 *b*).

Ces 2 critères permettent d'effectuer un excellent classement des variétés du groupe 1 et d'éliminer, au niveau de qualité *Ardennes,* les variétés à comportement très irrégulier (*Blé des Dômes, Cappelle, Heurtebise*) ou simplement assez irrégulier (*Hybride de la Noue, Blé du Mesnil*).

La figure 4 *c* est relative à l'*Indice* BERLINER. La différence $Q_0 - Q_{30}$ exprimée en pour cent de Q_0 permet d'isoler les valeurs boulangères supérieures ou égales à celle d'*Ardennes.*

Nous arrivons maintenant au *Volume de sédimentation de* ZELENY (fig. 5 *a*).

Ce critère rend mieux compte de la valeur boulangère qu'une simple détermination du taux de matières protéiques, mais reste très influencé par celui-ci comme l'indique la fig. 5 *c*. Il ne permet pas de séparer, du point de vue valeur boulangère, des variétés comme *Magdalena, Ardennes* et *Blé des Dômes.* De même *Hybride de la Noue* est classée par ce test nettement au-dessus de sa valeur.

([1]) E. MAES. Un essai de fermentation sur pâte complétant la méthode de PELSHENKE. VII[e] Congrès international des Industries agricoles, Paris, 1948.

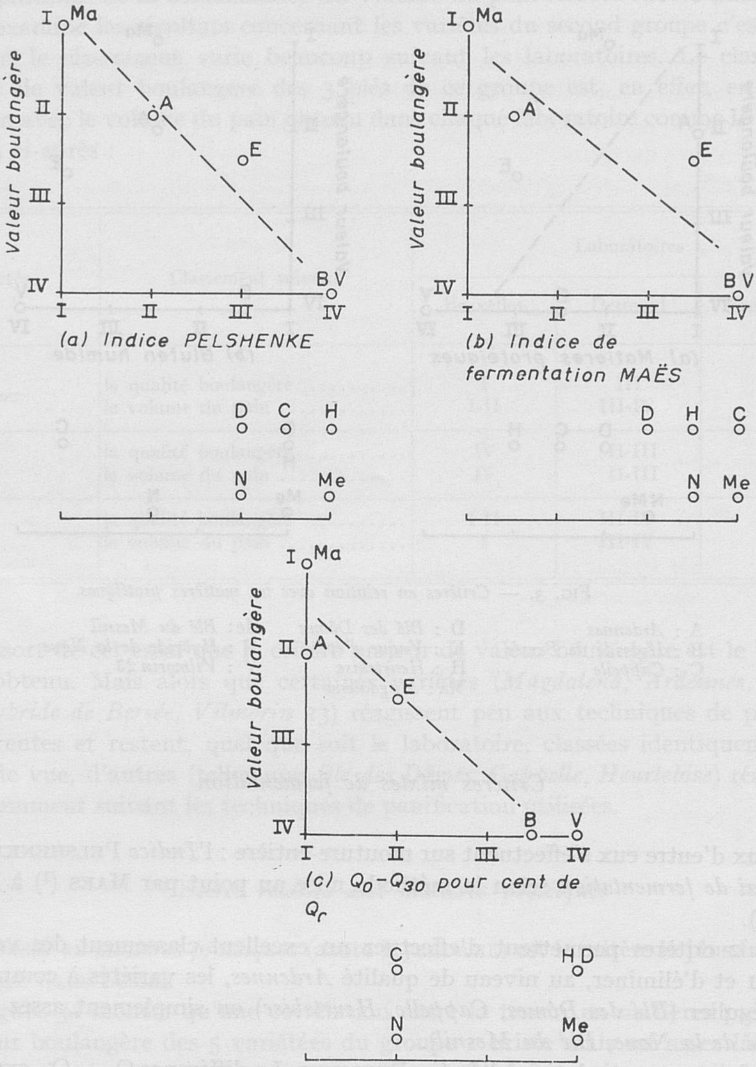


FIG. 4. — *Critères de fermentation sur mouture entière* (a *et* b) *et sur gluten humide* (c)

A : *Ardennes* — B : *Hybride de Bersée* — C : *Cappelle* — D : *Blé des Dômes* — E : *Vague d'épis* — H : *Heurtebise* — Ma : *Magdalena* — Me : *Blé du Mesnil* — N : *Hybride de la Noue* — V : *Vilmorin 23*

ZELENY lui-même n'a pas été sans reconnaître les inconvénients de sa méthode. Aussi a-t-il créé en 1947 un nouveau coefficient dit de « *Sédimentation spécifique* », rapport du volume de sédimentation à la teneur en matières protéiques. Ce coefficient permet cette fois d'obtenir un bon classement des variétés du 1er groupe (fig. 5 *b*).

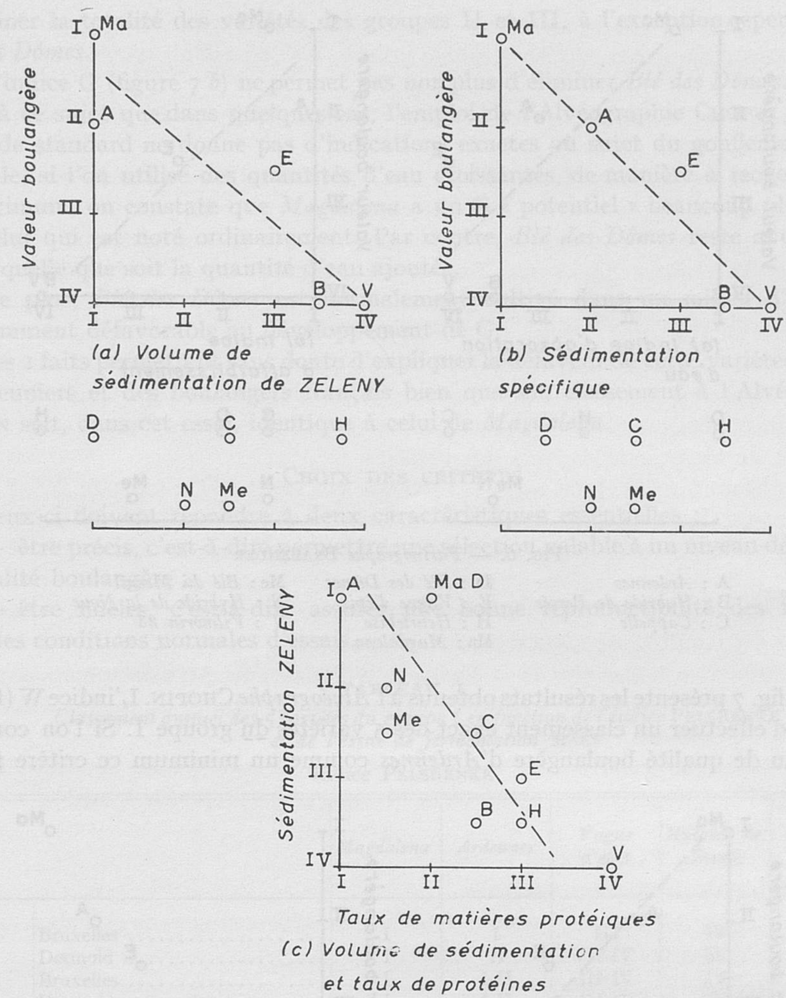


FIG. 5. — *Critères de fermentation sur farine*

A : *Ardennes* — B : *Hybride de Bersée* — C : *Cappelle* — D : *Blé des Dômes* — E : *Vague d'épis* — H : *Heurtebise* — Ma : *Magdalena* — Me : *Blé du Mesnil* — N : *Hybride de la Noue* — V : *Vilmorin 23*

Critères relatifs aux qualités physiques des pâtes

La fig. 6 rapporte les résultats obtenus avec le *Farinographe* BRABENDER. L'indice d'absorption d'eau, s'il présente une certaine corrélation avec le classement de valeur boulangère ne permet cependant pas de séparer *Vague d'épis* de *Vilmorin* 23 et *Hybride de Bersée*. D'autre part, *Ardennes* est classée très près d'*Hybride de Bersée*.

La caractéristique dite « affaiblissement » (fig. 6 *b*) donne une image de la valeur boulangère sans doute plus proche de la vérité, mais classe encore sur le même plan des variétés aussi diverses que *Magdalena, Ardennes, Blé des Dômes, Cappelle, Hybride de la Noue.*

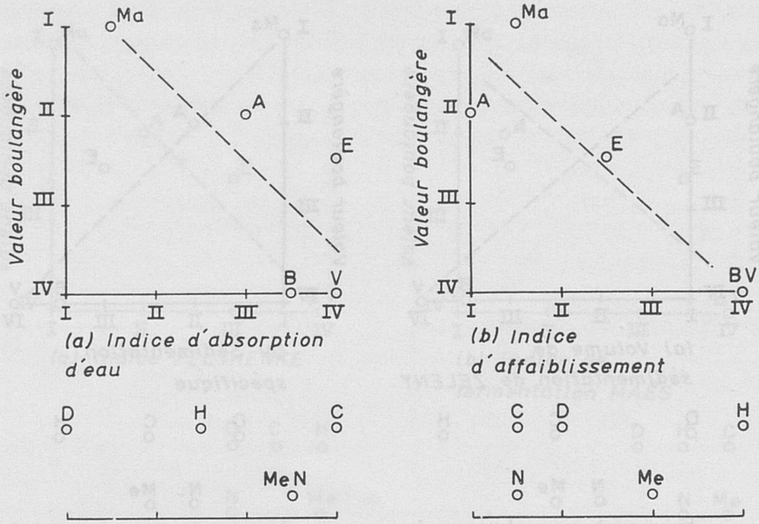


FIG. 6. — *Farinographe* BRABENDER

A : *Ardennes*
B : *Hybride de Bersée*
C : *Cappelle*
D : *Blé des Dômes*
E : *Vague d'épis*
H : *Heurtebise*
Ma : *Magdalena*
Me : *Blé du Mesnil*
N : *Hybride de la Noue*
V : *Vilmorin 23*

La fig. 7 présente les résultats obtenus à l'*Alvéographe* CHOPIN. L'indice W (fig. 7 *a*) permet d'effectuer un classement exact des 5 variétés du groupe I. Si l'on considère le niveau de qualité boulangère d'*Ardennes* comme un minimum ce critère permet

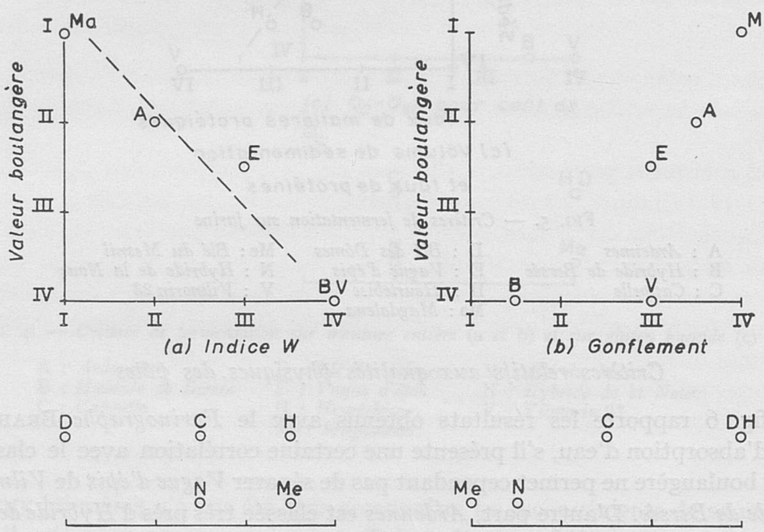


FIG. 7. — *Alvéographe* CHOPIN

A : *Ardennes*
B : *Hybride de Bersée*
C : *Cappelle*
D : *Blé des Dômes*
E : *Vague d'épis*
H : *Heurtebise*
Ma : *Magdalena*
Me : *Blé du Mesnil*
N : *Hybride de la Noue*
V : *Vilmorin 23*

d'éliminer la totalité des variétés des groupes II et III, à l'exception cependant de *Blé des Dômes*.

L'indice G (figure 7 *b*) ne permet pas non plus d'éliminer *Blé des Dômes*. Il faut noter à ce sujet que dans quelques cas, l'emploi de l'Alvéographie Chopin selon la méthode standard ne donne pas d'indications exactes au sujet du gonflement. Par exemple, si l'on utilise des quantités d'eau croissantes, de manière à rechercher le G maximum, on constate que *Magdalena* a un G « potentiel » beaucoup plus élevé que celui qui est noté ordinairement. Par contre, *Blé des Dômes* reste avec un G court, quelle que soit la quantité d'eau ajoutée.

De plus, *Blé des Dômes* est normalement cultivé dans un milieu d'altitude fréquemment défavorable au développement de G.

Ces 2 faits permettent sans doute d'expliquer la défaveur de cette variétés auprès des meuniers et des boulangers français bien que son classement à l'Alvéographe Chopin soit, dans cet essai, identique à celui de *Magdalena*.

Choix des critères

Ceux-ci doivent répondre à deux caractéristiques essentielles :

— être précis, c'est-à-dire permettre une sélection valable à un niveau déterminé de qualité boulangère ;

— être fidèles, c'est-à-dire assurer une bonne reproductibilité des résultats dans des conditions normales d'essais.

TABLEAU I

Classement annuel des 5 variétés du groupe I en fonction de l'indice Pelshenke *et de l'essai de fermentation* Maes

Indice Pelshenke

		Magdalena	*Ardennes*	*Vague d'épis*	*Hybride de Bersée*	*Vilmorin 23*
1958	Bruxelles	I	I	III	IV	IV
	Detmold	I	II	III-IV	IV	IV
1959	Bruxelles	I	I-II	III-IV	IV	IV
	Detmold	I	I-II	III-IV	IV	IV
	Gembloux	I		III	IV	IV
	Wageningen	I		II-III	III-IV	IV
1960	Bruxelles	I	I	II	III-IV	IV
	Detmold	I	I	III	IV	IV
	Gembloux	I	II	II-III	IV	IV
	Wageningen	I	I	II	III-IV	IV

Essai de fermentation Maes

		Magdalena	*Ardennes*	*Vague d'épis*	*Hybride de Bersée*	*Vilmorin 23*
1958	Bruxelles	I	II	III-IV	IV	IV
1959	Buxelles	I	II	IV	IV	IV
1960	Bruxelles	II-III	I	II	III-IV	IV

C'est à partir de la comparaison des classements annuels obtenus par les différents laboratoires ayant utilisé le même critère, que seront appréciées sa précision et sa fidélité.

Il serait fastidieux d'exposer le détail de cette étude. Nous allons simplement voir deux exemples (tableau 1) :

Le 1er se trouve être l'Indice PELSHENKE. Sur ce tableau est porté pour chaque année et pour chaque laboratoire le classement obtenu pour les 5 variétés du groupe I.

Une lecture rapide permet immédiatement de voir que ce critère ne permet pas de séparer *Magdalena* d'*Ardennes*. Par contre, il devient très sûr si l'on désire établir la « barrière » de sélection entre les niveaux *Ardennes* et *Vague* d'*épis*. Il permet aussi de séparer valablement *Vague d'épi* d'*Hybride de Bersée*. Les classements d'*Hybride de Bersée* et de *Vilmorin* 23 sont identiques.

En dessous est exposé un autre exemple, fourni par l'Essai de fermentation MAES. Les résultats obtenus en 1960 montrent que ce critère ne permet pas d'assurer régulièrement un classement valable des variétés.

Le tableau 2 a été établi selon la méthode qui vient d'être exposée. Il est relatif au classement des 5 variétés de l'échelle témoin type (groupe I). Il précise le niveau de valeur boulangère auquel chacun des critères paraît être le plus précis et le plus fidèle.

On remarque immédiatement que la liste de ceux qui permettent un classement valable des 5 variétés est assez restreinte (8 au total).

L'*hydratation boulangère de la farine* et le *Volume du pain déterminé suivant la technique de panification de Wageningen* permettent de séparer uniquement le niveau de qualité *Magdalena*.

Le *Volume du pain mesuré selon la technique de panification de Detmold* et le *Wertzahl* (1) qui en est dérivé permettent de séparer 3 groupes de qualité :

— *Magdalena* ;
— *Ardennes, Vague d'épis* ;
— *Hybride de Bersée, Vilmorin* 23.

L'*Indice* PELSHENKE est surtout sensible aux niveaux moyens de valeur boulangère. Ce critère permet de faire 3 groupes de qualité :

— *Magdalena, Ardennes* ;
— *Vague d'épis* ;
— *Hybride de Bersée, Vilmorin* 23.

Le *Volume de sédimentation* ZELENY permet aussi de séparer 3 groupes :

— *Magdalena, Ardennes* ;
— *Vague d'épis, Hybride de Bersée* ;
— *Vilmorin* 23.

Le critère de *Sédimentation spécifique* présente les possibilités de sélection les plus étendues, mais il est surtout précis lorsqu'il s'agit de séparer le niveau de qualité *Ardennes* du niveau *Vague d'épis*.

Le W CHOPIN offre aussi de bonnes possibilités de sélection.

Reste maintenant à envisager les possibilités d'élimination des variétés à classement irrégulier.

(1) Standardmethoden für Getreide, Mehl u. Brot, Verlag Moritz Schäfer, II, Auflage, 1958.

TABLEAU 2

Classement des 5 variétés du groupe 1

Précision et fidélité des critères : TB : très bonnes ; B : bonnes, AB : assez bonnes

	↓ *Magdalena*	↓ *Ardennes*	↓ *Vague d'épis*	↓ *Hybride de Bersée*	↓ *Vilmorin 23*
Hydratation boulangère de la farine	B				
Volume du pain (Wageningen)	TB				
Volume du pain (Detmold)	TB		TB		
Wertzahl	TB		B		
Indice Pelshenke		TB	B		
Volume de sédimentation Zeleny		TB		B	
Sédimentation spécifique	AB	TB	AB	AB	
W (alvéographe Chopin.)		AB	B		

TABLEAU 3

Choix des critères en fonction du niveau de sélection

Niveau du choix	Critères (d'après le tableau 2)	Groupe 2			Groupe 3	
		Blé des Dômes	*Cappelle*	*Heurtebise*	*Hybride de la Noue*	*Blé du Mesnil*
Magdalena et niveau supérieur à *Magdalena*	Hydratation boulangère de la farine	()	*x*	*x*	*x*	*x*
	Volume du pain (Wageningen) ...	*x*	()	*x*	*x*	*x*
	Volume du pain (Detmold)	*x*	*x*	*x*	*x*	*x*
	Wertzahl	*x*	*x*	*x*	*x*	*x*
	W (alvéographe Chopin)	()	*x*	*x*	*x*	*x*
	Sédimentation spécifique........	()	*x*	*x*	*x*	*x*
Ardennes et niveau supérieur à *Ardennes*	W (alvéographe Chopin)........	()	*x*	*x*	()	*x*
	Indice Pelshenke..............	*x*	*x*	*x*	*x*	*x*
	Volume de sédimentation Zeleny.	()	*x*	*x*	*x*	*x*
	Sédimentation spécifique........	()	*x*	*x*	*x*	*x*
Vague d'épis et niveau supérieur à *Vague d'épis*	Volume du pain (Detmold)	*x*	()	*x*	()	*x*
	Wertzahl	()	()	()	()	*x*
	W (alvéographe Chopin).........	()	()	()	()	()
Hybride de Bersée et niveau supérieur à *Hybride de Bersée*	Volume du pain (Detmold)	()	()	()	()	()
	Wertzahl	()	()	()	()	()
	W (alvéographe Chopin).........	()	()	()	()	()
	Indice Pelshenke..............	()	()	()	()	()
	Sédimentation spécifique........	()	()	()	()	()

Le tableau 3 indique en fonction du niveau de sélection choisi, les variétés des groupes 2 et 3 qui peuvent être éliminées par l'utilisation d'un critère déterminé (signe : *x*). Les variétés non éliminées sont indiquées par ().

Ce tableau met en relief 3 faits qui résument l'essentiel des résultats de cet essai :

— Pour un niveau de valeur boulangère inférieur à celui d'*Ardennes* et avec les critères utilisés dans cet essai, il est pratiquement impossible d'effectuer une sélection valable.

— Si l'on désire par contre retenir des variétés présentant au moins la valeur boulangère d'*Ardennes,* seul l'Indice PELSHENKE permet un tel choix. Il présente l'avantage d'être d'utilisation simple et de n'exiger que peu de grains pour sa mise en œuvre.

— Si l'on recherche un niveau élevé de valeur boulangère (niveau minimum *Magdalena*) un seul critère est suffisamment efficace : le Volume du pain (et le Wertzahl qui en est dérivé) obtenu suivant la technique de panification adoptée à Detmold.

Les autres critères ne permettent pas, individuellement, d'arriver à ces résultats.

Certains (Hydratation boulangère de la farine, W CHOPIN, Sédimentation spécifique) ne permettent pas d'éliminer du choix la variété *Blé des Dômes*. Ce résultat ne peut être atteint qu'en tenant compte d'un second critère : l'Indice PELSHENKE.

D'autres, tels le Volume du pain (technique de Wageningen) ne permettent pas d'éliminer du choix la variété *Cappelle*. Il est nécessaire dans ce cas d'adjoindre un second critère choisi parmi les 4 suivants : W CHOPIN, Indice PELSHENKE, Volume de sédimentation ZELENY, Sédimentation spécifique.

DISCUSSION

Un certain nombre d'objections fondamentales peuvent être faites à ce travail.

La première est que les variétés étudiées sont seulement au nombre de 10 et uniquement françaises. Il est fort probable que si l'on étudiait suivant le même schéma des variétés originaires d'autres régions européennes, la liste de celles qui rentreraient dans les groupes 2 et 3 (variétés à classement irrégulier) s'allongerait. Il est probable également que les possibilités d'élimination en sélection de ces variétés seraient différentes de ce qu'on a pu observer ici.

Je pense, pour cette raison, qu'il serait souhaitable que chaque pays intéressé à la sélection du Blé puisse établir un essai du même type que celui-ci. La confrontation des résultats serait certainement très instructive et permettrait sans doute de se mettre d'accord sur les modalités d'appréciation de la valeur boulangère sur le plan européen.

Une deuxième objection concerne la normalisation des critères de valeur boulangère. Il est possible que certains d'entre eux aient été éliminés du choix pour la simple raison que la méthode utilisée différait sensiblement d'un laboratoire à l'autre, d'où l'obtention de résultats en apparence contradictoires. Il est certain qu'un grand pas sera fait, lorsqu'en employant les mêmes termes on parlera de la même chose.

Enfin une 3e remarque. Dans cet exposé je me suis limité volontairement (sans doute en raison de mon métier de sélectionneur) à l'aspect « terre à terre » de la question : les résultats chiffrés. J'ai écarté systématiquement toute idée de « pourquoi » et de « comment ». Cette manière de voir présente des avantages certains, mais elle a aussi des inconvénients : certains aspects fondamentaux de la question n'ont pas été abordés.

Quoi qu'il en soit, et bien que ce travail ne permette pas de résoudre entièrement les problèmes posés au sélectionneur de blé tendre intéressé à la valeur boulangère, il en a cependant mis en évidence certains aspects peu ou mal connus.

Reçu pour publication en mai 1963.

REMERCIEMENTS

Je ne saurais trop remercier les directeurs de laboratoire qui ont bien voulu accepter de participer à cet essai, et tout particulièrement : le Dr BROEKHUIZEN (Nederlands Graan-Centrum, Wageningen, Hollande), le Prof. LAROSE (Station de recherches de l'État pour l'amélioration des plantes de grande culture, Gembloux, Belgique), M. MAES (Laboratoire central du Ministère du ravitaillement et des importations, Bruxelles, Belgique), le Prof. NURET (Laboratoire d'Étude et de contrôle de la qualité des Blés français, Paris, France), le Prof. Dr PELSHENKE et le Dr SEIBEL (Bundesforschungsanstalt für Getreideverarbeitung, Detmold, Allemagne).

SUMMARY

ON THE RATING OF BAKING QUALITY IN VARIOUS EUROPEAN COUNTRIES

In any given country, the norms of quality of wheat destined for the making of bread (baking-quality or strength) are in general fairly well defined. Unfortunately, the criteria which permit a classification in terms of quality differ from one country to another. The object of this experiment was to find out whether certain criteria could give comparable results.

Technological study of 10 French varieties of wheat, cultivated at Clermont in controlled conditions, has been followed up in three successive harvests by 5 European laboratories : « Bundesfordchungsanstalt für Getreideverarbeitung » for Germany, « Laboratoire central du Ministère du ravitaillement et des importations » and « Station de recherches de l'État pour l'amélioration des plantes de grande culture » for Belgium, « Laboratoire d'étude et de contrôle des Blés français » for France, and « Nederlands Graan-Centrum » for Holland.

Figure 1, where the index number I (on the ordinate) corresponds to the highest baking strength and IV to the lowest, shows that certain varieties (*Magdalena, Ardennes, Vague d'épis, Hybride de Bersée, Vilmorin 23*) have similar ratings in all four countries. On the other hand, *Capelle, Heurtebise,* and *Blé des Dômes* are classified very differently. Therefore, a valid criterion must, in the course of a selection programme, allow the elimination of varieties recognised as being of mediocre quality, regardless of whether all or only some countries rate them as much. None of the criteria used in this experiment allow the selection of wheat with a baking-quality level inferior to that of *Ardennes*.

The Pelshenke index allows those varieties to be retained which give a baking-quality which is at least equal to that of *Ardennes*.

The volume of bread (and the index of quality derived from it), obtained following the technique of panification adopted at Detmold, assure valid classification to the level of *Magdalena*. Taking other criteria individually will not give the same results.

ZUSAMMENFASSUNG

ÜBER DIE GRADUIERUNG VON BACKQUALITÄT IN VERSCHIEDENEN EUROPÄISCHEN LÄNDERN

Innerhalb eines gegebenen Landes sind die Qualitätsnormen des zur Brotmachung bestimmten Weizen im allgemeinen ziemlich genau definiert. Die für die qualitative Klassifizierung als Masstab genommenen Merkmale sind jedoch leider in allen Ländern verschieden. Dieser Versuch hat nun den Zweck, herauszufinden, ob es möglich ist, mit Hilfe gewisser Merkmale vergleichbare Resultate zu erzielen.

Eine technologische Untersuchung 10 verschiedener französischer Weizensorten, die alle in Clermont unter bestimmten Bedingüngen angebaut waren, wurde während drei auf einander folgenden Ernten von den nachfolgend angeführten 5 europäischen Laboratorien durchgeführt : « Bundesforschungsanstalt für Getreideverarbeitung » in Deutschland, « Laboratoire central du Ministère du ravitaillement et des importations » und « Station de recherches de l'État pour l'amélioration des plantes de grande culture » in Belgien, « Laboratoire d'étude et de contrôle des Blés français » in Frankreich und « Nederlands Graan-Centrum » in Holland.

Abbildung 1, auf der Indexzahl I (auf der Ordinate) der höchsten Backqualität und IV der niedrigsten entspricht, zeigt, dass gewisse Sorten (*Magdalena, Ardennes, Vague d'épis, Hybride de Bersée, Vilmorin 23*) in allen vier Ländern gleichartig bewertet wurden. Die Klassifizierung der Sorten *Capelle, Heurtebise* und *Blé des Dômes* dagegen waren unterschiedlich. Ein gültiges Kriterium muss — im Verlauf eines Züchtungs programms — die Ausscheidung solcher Sorten gestatten, die qualitativ als mittelmässig eingestuft werden, unabhängig davon, ob alle oder nur einige Länder sie so bewerten. Keine der in diesem Experiment angewandten Kriterien lässt die Auslese eines Weizens zu, dessen Backqualität niedriger als der Wert der Qualität *Ardennes* liegt. Der Testzahl (Pelshenke) lässt die Auslese der Sorten zu, deren Backqualität der der *Ardennes* Sorte mindestens gleich ist.

Das Brot-Volumen (und die davon abgeleitete Wertzahl), das mittels der in Detmold angewandten Methoden festgestellt wurde, gawährleistet eine gültige Klassifizierung auf der Qualität der Sorte *Magdalena*. Die anderen Kriterien — individuell genommen — ergeben nicht die gleichen Resultate.

Ann. Amélior. Plantes, 1963, **13** (3), 269-276

UN PLAN SYSTÉMATIQUE DE POLYCROSS POUR LES NOMBRES DE BASE PAIRS

M. GILLET

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, Lusignan (Vienne)

SOMMAIRE

Dans un polycross ou une synthétique O, chaque constituant doit être représenté un nombre égal de fois, ainsi que chaque croisement. La taille minimum des polycross (en fonction du nombre de constituants), permettant la réalisation vraie, et non statistique seulement, de ces égalités est indiquée ici. De plus, une méthode rapide d'obtention de plans de polycross répondant à ces conditions, est décrite pour les nombres pairs de constituants.

INTRODUCTION

La réalisation d'un test « polycross », ou d'une variété synthétique, suppose que l'on puisse disposer, en isolement, le matériel génétique selon un plan tel que tous les croisements possibles soient réalisés dans les mêmes proportions. Ceci est facile lorsque le nombre de base est trois, cinq ou sept : un dispositif maintenant classique utilisant la propriété des triangles équilatéraux, des carrés et hexagones, de s'emboîter, le sommet de l'un étant dans ces deux derniers cas centre d'un autre, permet à chaque représentant d'un des matériels travaillés (chaque plante d'une lignée par exemple), d'être entouré par un représentant de chacun des autres.

Notons que dans la mesure où le système est répété, tous les représentants d'un des matériels étudiés doivent être identiques : ce qui n'est le cas que pour des éclats de vigueur comparable d'un même clone ou les plantes d'une même lignée suffisamment proche de la pureté.

Pour ne pas trop alourdir ce texte, nous n'envisagerons que le cas de « polycross » entre lignées représentées par des plantes homozygotes, étant bien entendu qu'il en est de même dans le cas de clones représentés par des éclats.

Une autre condition est que toutes les lignées soient également vigoureuses et

fertiles, ce qui n'est jamais le cas, mais on est obligé de faire abstraction de cette imperfection, quitte à trouver par la suite des palliatifs pour la corriger en partie (récolte d'un nombre égal de graines par lignée dans le cas d'une variété synthétique par exemple).

De même, il faut pouvoir négliger la pollinisation par les plantes non immédiatement voisines, ce qui suppose un gradient de dispersion du pollen diminuant très rapidement avec la distance.

Toutes ces approximations sont d'ailleurs inévitables quel que soit le nombre de lignées envisagé. L'importance des erreurs en résultant dépend des espèces et est à connaître dans chaque cas particulier.

Mais si ce nombre est quelconque le choix d'un dispositif est plus difficile. La solution généralement envisagée est la suivante : deux cas se présentent :

1 — L'unité de base est une *Ligne* (on suppose alors qu'il n'y a pas de croisements sur la ligne : cas d'espèces très peu ou pas autofertiles). Chaque ligne n'a que deux voisines et ne peut donc participer qu'à deux croisements.

Ceci permet de résoudre simplement le cas où le nombre de base est 3 (fig. 1).

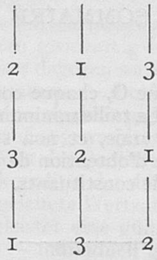


FIG. 1

Dans les autres cas on utilise le plan d'un essai en « blocs » afin que les croisements subis par une lignée, étant, grâce au hasard, différents d'un bloc à l'autre, soient tous réalisés *à peu près* à égalité dans l'ensemble du dispositif. Ceci nécessite évidemment *un très grand nombre* de blocs.

2 — L'unité de base est une *Plante* : elle subit alors quatre croisements (en négligeant les plantes voisines en diagonale, approximation matériellement inévitable et dont l'erreur qu'elle entraîne est là encore dépendante de l'espèce considérée.) Le problème est le même que ci-dessus mais dans deux directions. Le plan adopté est alors celui du carré latin. Mais comme le nombre de lignes et colonnes est déterminé par le nombre de lignées, on est amené à utiliser *un grand nombre* de tels carrés latins de plan différent.

Il est évident qu'il serait souhaitable qu'un dispositif systématique permette d'avoir une égalité vraie (au sens géométrique : on est toujours lié par les approximations déjà signalées) de réalisation de tous les croisements possibles : ceci permettrait en outre de réduire au minimum le nombre de plantes nécessaires par lignée.

Ayant eu à résoudre ce problème nous avons trouvé un moyen de réaliser un tel dispositif dans le cas où le nombre de base est *pair*. On peut montrer que le nombre minimum de blocs (si l'unité de base est la ligne) nécessaire à l'égalité de réalisation

de chaque croisement, est $n/2$ pour n lignées si n est pair (on a alors 1 fois chaque croisement) et n s'il est impair (on a alors deux fois chaque croisement).

De même, si l'unité de base est la plante, on peut montrer que tous les croisements peuvent être réalisés 4 fois dans un seul carré latin.

Mais, le nombre de combinaisons étant très grand et un nombre limité d'entre elles réalisant l'égalité cherchée, le tâtonnement est extrêmement long.

Pour les nombres *pairs* seulement nous avons trouvé des conditions supplémentaires simples qui, tout en conservant la possibilité d'une solution, diminuent beaucoup le nombre de combinaisons possibles, et par conséquent le tâtonnement. Nous n'en avons pas recherché la justification mathématique mais nous pensons utile de présenter ce plan, étant donné les avantages présentés.

DISPOSITIF SYSTÉMATIQUE POUR LES NOMBRES PAIRS

1°) *L'unité de base est la ligne*

On commence à écrire le plan des $n/2$ blocs en inscrivant les numéros des lignées figurant dans les lignes terminales de la façon indiquée dans la figure 2.

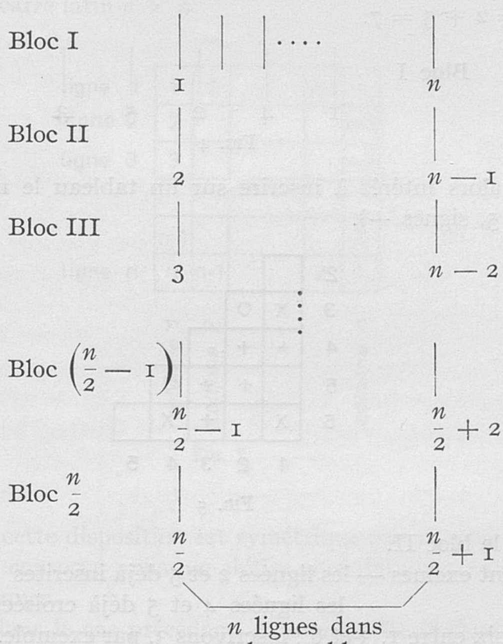


FIG. 2

On peut alors compléter le bloc I de façon quelconque. Le bloc II se déduit du bloc I en veillant seulement à ce que les croisements créés n'aient pas déjà figuré au bloc I, ce qui laisse plusieurs possibilités.

De même de bloc en bloc, le dernier (bloc $n/2$) se trouvant entièrement déterminé.

On peut abréger encore en remarquant que dans la figure 1 la somme des numéros des lignées figurant aux extrémités des blocs est toujours $n + 1$, et que ces lignes sont symétriques par rapport au centre du bloc. Il suffit de continuer à inscrire, dans des lignes symétriques, des lignées dont le total des numéros est $(n + 1)$. Le « tâtonnement » se réduit alors à la moitié des lignes de $(n/2 - 1)$ blocs.

Prenons un exemple : $n = 6$

La figure 2 devient figure 3.

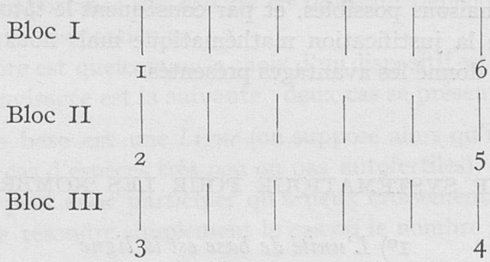


FIG. 3

Écrivons, au bloc 1, deux chiffres autres que 1 et 6, à partir de la gauche : 4 et 2 par exemple ; en complétant par complémentarité on obtient la figure 4, car $1 + 6 = 4 + 3 = 2 + 5 = 7$.

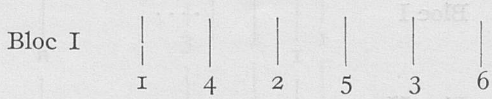


FIG. 4

Nous avons alors intérêt à inscrire sur un tableau le nombre de croisements déjà réalisés (fig. 5, signes +).

2					
3	X	O			
4	+	+			
5		+	+	O	
6	X		+	X	
	1	2	3	4	5

FIG. 5

Remplissons le bloc II.

Seconde ligne : sont exclues — les lignées 2 et 5 déjà inscrites

— les lignées 4 et 5 déjà croisées avec 2

Il reste le choix entre 1, 3 et 6 ; inscrivons 3, par exemple. Nous inscrivons alors en avant-dernière ligne du bloc, la variété 4, car $3 + 4 = 7$ (fig. 6)

Inscrivons sur le tableau des croisements, 2×3 et 4×5 (fig. 5, signes o).

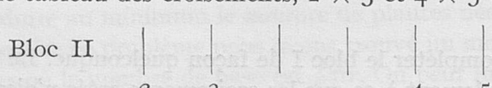


FIG. 6

Troisième ligne :

sont exclues — 2, 3, 4, 5 déjà inscrites

— 2, 5 et 6 déjà croisées avec 3.

Nous écrirons 1, et donc 6 à la quatrième ligne (fig. 7)



FIG. 7

Et nous inscrivons les croisements 3×1, 6×4 *et* $1 + 6$ sur le tableau (fig. 5, signe $\times$).

Le bloc III sera rempli de même, et on pourra constater qu'une ligne donnée ne peut plus recevoir qu'une seule lignée.

2º) *L'unité de base est la plante*

La figure 8 indique la façon de « poser » les numéros des lignées figurant en bordure extérieure du carré latin $n \times n$.

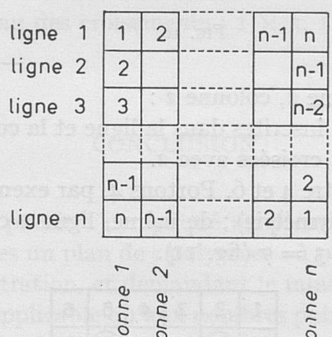


FIG. 8

On remarque que cette disposition est symétrique par rapport aux deux diagonales. Ce principe sera conservé : chaque chiffre posé dans une case sera posé aussi dans les cases symétriques.

De plus, comme dans le cas précédent, la somme des chiffres symétriques par rapport au milieu de la ligne ou de la colonne (donc aux médianes du carré) sera égale à $n + 1$.

Dans ces conditions, le « tâtonnement » est limité au huitième du carré.

A chaque case, plusieurs chiffres peuvent être inscrits ; tous ne conduisent pas à une solution possible mais plusieurs d'entre eux le font, et comme leur nombre est faible, on trouvera en peu de temps le plan cherché.

Reprenons l'exemple précédent : $n = 6$

La figure 8 devient figure 9.

1	2	3	4	5	6
2					5
3					4
4					3
5					2
6	5	4	3	2	1

FIG. 9

Les croisements déjà réalisés quatre fois sont donnés par la figure 10 (signes +).

2	+				
3	X	+			
4	X	O	+		
5			O	+	
6	X		X	X	+
	1	2	3	4	5

FIG. 10

Remplissons la case ligne 2, colonne 2 :
sont exclues : — 2 et 5 déjà inscrites dans la ligne et la colonne,
— 1 et 3 déjà croisées avec 2.

Nous avons le choix entre 4 et 6. Portons 4, par exemple : nous l'inscrirons aussi en ligne 5, colonne 5 (par symétrie) ; de même, ligne 2 colonne 5 et ligne 5 colonne 2 nous poserons 3, car $4 + 3 = 7$ (fig. 11).

1	2	3	4	5	6
2	(4)			(3)	5
3					4
4					3
5	(3)			(4)	2
6	5	4	3	2	1

FIG. 11

Notons, sur le tableau des croisements : 4×2 et 3×5 (fig. 10, signes o).

Remplissons la case ligne 2, colonne 3 :
sont exclues : 2, 4, 3 et 5 déjà inscrites dans la ligne,
3 et 4 déjà inscrites dans la colonne,
2, 4 et 5 déjà croisées avec 3,
2, 3 et 5 déjà croisées avec 4.

Nous avons le choix entre 1 et 6 ; si nous choisissons 1 nous l'inscrirons par symétrie :

ligne 2 col. 3
ligne 3 col. 2
ligne 4 col. 5
ligne 5 col. 4

et nous inscrirons 6 (car $1 + 6 = 7$)

ligne 2 col. 4
ligne 3 col. 5
ligne 4 col. 2
ligne 5 col. 3

(fig. 12)

1	2	3	4	5	6
2	4	①	⑥	3	5
3	①			⑥	4
4	⑥			①	3
5	3	⑥	①	4	2
6	5	4	3	2	1

Fig. 12

Nous notons au tableau des croisements : 1×3, 1×4, 6×3, 6×4 *et* 6×1 (fig. 4, signes $\times$).

Etc.

CONCLUSION

Ce principe, qui peut paraître compliqué au premier abord, permet en fait de trouver en quelques minutes un plan de « polycross » à peu près aussi équilibré qu'un croisement simple sans castration, et demandant le minimum de matériel végétal. Il a l'inconvénient de n'être applicable qu'aux nombres pairs. Pour les nombres impairs, si on est vraiment limité par le matériel végétal disponible, on saura qu'on peut se contenter de *n* blocs ou d'un seul carré latin, mais le tâtonnement sera alors très long.

Reçu pour publication en avril 1963.

SUMMARY

A SYSTEMATIC POLYCROSS PLAN FOR BASAL EVEN NUMBERS

The performance of a polycross test or of synthetic cultivars assumes that one can arrange all the components, in isolation, in a plan where all possible crosses are equally realised. This is easy when the number of components is 3, 5, or 7. In all other cases the attainment of true equality bet-

ween the crosses is generally sacrificed and only a statistical equality performed by the use of plans such as those used for « blocks » or « latin squares », where the number of « blocks » or squares » is very high, these methods therefore having additional disadvantage of requiring a large amount of material.

We have indicated here the minimum size of a polycross, as a function of the number (any one) of constituents, which allows the expression of true equality in all crosses. Furthermore, we have described a rapid method for obtaining the plan of such a polycross for an even number of constituents.

ZUSAMMENFASSUNG

EIN SYSTEMATISCH GEORDNETER PLAN « POLYCROSS » FUR GERADE GRUNDZAHLEN

Die Verwirklichung eines « Polycross » Testes oder einer synthetischen Varietät setzt voraus dass man die Bestandteile gemäss einem Plan anordnen kann, in dem die gesamten möglichen Kreuzungen gleichmässig stattfinden.

Dies ist leicht durchführbar, wenn die Anzahl der Bestandteile 3, 5 oder 7 ist. In allen anderen Fällen, wird im allgemeinen auf die tatsächliche Gleichmässigkeit zwischen den Kreuzungen verzichtet und eine « statistische » Gleichmässigkeit eingeführt. Hierzu werden Pläne gewählt, die denjenigen für Versuche « in Blocks » oder « in lateinischem Quadrat » ähnlich sind, wobei die Anzahl der « Blocks » oder « Quadrate » sehr beträchtlich ist. Dies hat den zusätzlichen Nachteil, eine grosse Menge Materials zu verbrauchen.

In dieser Notize wird die minimale Grösse eines Polycrosses in Rücksicht auf die irgendeine Anzahl der Bestandteile festgesetzt, damit eine echte Gleichmässigkeit der gesamten Kreuzungen verwirklicht wird. Ausserdem wird eine Schnell-methode beschrieben, die den Plan eines solchen Polycrosses für den Fall einer *geraden* Anzahl der Bestanteile aufzustellen erlaübt.

Ann. Amélior. Plantes, 1963, **13** (3), 277-289

POSSIBILITÉ DE DÉTECTION DES CLIMATS HOMOLOGUES PAR DES MÉTHODES FLORISTIQUES

M. KERGUÉLEN

Laboratoire de Recherches sur les Plantes fourragères, Rouen (Seine-Maritime)

SOMMAIRE

Une connaissance plus approfondie des zones de climats homologues rendrait de grands services pour les travaux de prospection et d'introduction des plantes.

Pour améliorer notre connaissance des séries de climats homologues en des régions très éloignées du globe, nous avons mis en œuvre une méthode basée sur l'examen des flores d'espèces naturalisées et de leur répartition.

Nous avons déterminé ainsi quelques zones vraisemblablement homologues de la France (en excluant la région méditerranéenne), avec confirmation par les documents climatiques.

Nous signalons enfin quelques possibilités de vérifications expérimentales de ces hypothèses par les écologistes.

I. INTRODUCTION

A) *Généralités*

De nombreux biogéographes et écologistes se sont penchés sur la définition des types de climats et sur le découpage du monde en régions climatiques.

D'après les données classiques, on peut grossièrement et intuitivement pressentir l'existence, en des zones très éloignées les unes des autres, de climats assez comparables, sinon tout à fait homologues.

Notons par exemple des analogies certaines entre climat de l'Europe continentale, celui du nord-est des États-Unis, celui du nord du Japon (climats tempérés continentaux humides) — ou encore les climats les plus océaniques d'Europe (Irlande — sud-ouest des îles Britanniques — Bretagne — sud-ouest de la France) celui de la Nouvelle-Zélande (île du sud), celui du Chili tempéré — ou enfin les analogies des divers climats dits « méditerranéens » (Afrique du Sud, Australie du Sud-Est, Chili central côtier, Californie...).

Nous désirerions des comparaisons plus précises, dont il faut signaler l'intérêt :

1º) Pour la génétique et la sélection.

Le sélectionneur pourrait disposer, non seulement des variétés ou écotypes

sélectionnés pour les conditions locales, mais aussi de ceux des milieux « homologues » qui présenteraient les mêmes qualités d'adaptation.

2°) Pour l'introduction des plantes.

L'on éviterait bien des tâtonnements en choisissant les espèces des zones déterminées comme « homologues », surtout pour des introductions d'espèces supposées peu plastiques.

Il est toutefois assez probable que beaucoup de végétaux peuvent s'adapter à des conditions légèrement différentes de celles de leur milieu d'origine.

3°) Pour la bioclimatologie.

B) *Quelques travaux antérieurs*

Plusieurs auteurs ont étudié ces questions de comparaisons climatiques et de recherche des climats « homologues », soit en observant l'adaptation des espèces cultivées, soit en recherchant les origines des espèces sauvages réussissant le mieux (espèces forestières — espèces fourragères, destinées à se spontanéiser).

Ainsi, M. Y. Nuttonson a publié de nombreux travaux sur ce qu'il appelle les « homologues agroclimatiques » de diverses régions des États-Unis à travers le monde.

Comme le note G. Perrin de Brichambaut (1961), il s'agit essentiellement de comparaisons des climats correspondant aux saisons de croissance de diverses cultures : climat compté de la date de semis à la date de récolte, sommes de températures, enquête sur les dates moyennes de semis et de récolte de variétés types.

Selon les méthodes définies par M. Y. Nuttonson, les « homologues agroclimatiques » d'une région déterminée sont parfois différents selon que l'on s'intéresse à une culture d'hiver ou à une culture d'été (Blé ou Maïs), à une espèce annuelle ou à une espèce pérenne : les comparaisons climatiques portent souvent sur une partie de l'année seulement.

R. O. Whyte (1959) donne quelques détails supplémentaires sur les processus de l'adaptation des plantes.

W. Hartley (1961) dans un but d'introduction d'espèces fourragères pour l'Australie centrale, situe les zones homologues dans les régions du monde dont la flore graminéenne présente les mêmes équilibres entre tribus (Eragrostées — Panicées — Andropogonées — tribus diverses), méthode qui nous paraît un peu intuitive.

Les méthodes de détection des climats homologues pour l'adaptation des espèces végétales nous semblent dans leur ensemble assez empiriques.

Dans cette brève mise au point, nous indiquerons une méthode susceptible de les améliorer.

II. DÉTECTION DES ZONES CLIMATIQUES HOMOLOGUES PAR LES ÉCHANGES FLORISTIQUES

A) *Les espèces naturalisées*

Une présomption de l'existence de climats plus ou moins homologues du nôtre réside dans la présence, dans notre flore, de nombreuses espèces exotiques bien adaptées et naturalisées qui se multiplient donc sous un climat apparemment différent

de celui de leurs contrées d'origine au point de paraître spontanées dans leur nouveau milieu.

De quel pays sont originaires ces diverses espèces ?

— De l'est de l'Amérique du Nord : *Baccharis halimifolia, Robinia pseudacacia, Epilobium adenocaulon, Quercus borealis,* nombreux *Aster.*

— De l'ouest des États-Unis : *Lupinus arboreus, Claytonia perfoliata.*

— D'Asie Mineure : *Rhododendron ponticum, Veronica filiformis.*

— Du Chili et d'Argentine : *Paspalum dilatatum, Œnothera rosea.*

— De Nouvelle-Zélande : *Hebe elliptica* (en Grande-Bretagne, sous un climat voisin, l'on rencontre d'autres espèces néozélandaises, comme *Acaena anserinifolia, Epilobium nerterioides*).

Ces naturalisations d'espèces semblent plus ou moins réciproques : leur nombre dépend certainement beaucoup de facteurs historiques, de l'ancienneté et de la densité des échanges humains entre pays et continents, de l'activité des introducteurs.

Par exemple, il est assez évident que des espèces de Nouvelle-Zélande seront

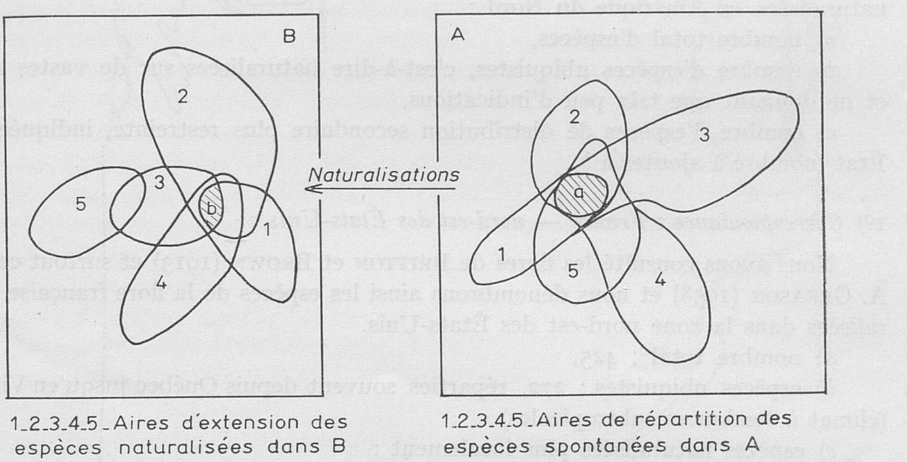


FIG. 1. — a) *aire commune* b : *zone de plus grande fréquence de ces espèces* (*ici,* 4 *espèces sur* 5)

plus aisément introduites, volontairement ou involontairement, en Grande-Bretagne qu'en France et que beaucoup d'introductions se feront, à l'origine, surtout autour des ports.

Remarquons enfin que les régions d'origine de ces espèces naturalisées se situent, dans l'ensemble, à des latitudes comparables à la nôtre (40° à 50°), ce qui est en relation sans doute avec les nécessités du photopériodisme.

B) *Comparaison des milieux par les flores d'espèces naturalisées*

Comment pouvons-nous utiliser nos connaissances des ensembles d'espèces exotiques naturalisées pour déterminer les zones de climats « homologues » ?

Considérons une zone relativement réduite « a » (par exemple, la France, en excluant la région méditerranéenne) : cette zone fait partie d'un ensemble plus vaste « A » (Europe).

Plusieurs espèces 1, 2, 3... *n* originaires de « A » et se retrouvant toutes en « a » (aire commune aux aires de dispersion naturelle de ces espèces) se retrouvent naturalisées dans une zone « B » (est ou ouest de l'Amérique du Nord, par exemple), chacune occupant de nouvelles aires de dispersion *b1*, *b2*, *b3*... *bn*.

Ces aires se recoupent et nous pouvons définir une zone réduite « b », contenant le plus grand nombre des espèces considérées : nous dirons alors que « a » et « b » sont des zones homologues, selon le maximum de probabilité.

Nous concevons aussi que cette méthode ne s'appliquera qu'aux comparaisons entre pays où le nombre d'espèces naturalisées échangées est assez grand, où les documents botaniques suffisamment récents ne manquent pas.

C) *Un exemple — Correspondances entre la France et l'Amérique du Nord tempérée*

Pour illustrer la méthode précédente, essayons de déterminer les zones d'Amérique du Nord tempérée qui seraient homologues de la France extraméditerranéenne.

Dans ce but, nous décompterons ainsi les espèces indigènes de la flore française naturalisées en Amérique du Nord :

a) nombre total d'espèces,

b) nombre d'espèces ubiquistes, c'est-à-dire naturalisées sur de vastes zones, et ne donnant que très peu d'indications,

c) nombre d'espèces de distribution secondaire plus restreinte, indiquées par État (nombre à ajouter à *b*).

1°) *Correspondance : France — nord-est des États-Unis.*

Nous avons consulté les flores de Britton et Brown (1913) et surtout celle de A. Gleason (1958) et nous dénombrons ainsi les espèces de la flore française naturalisées dans la zone nord-est des États-Unis.

a) nombre total : 425,

b) espèces ubiquistes : 272, réparties souvent depuis Québec jusqu'en Virginie (climat à tendances subtropicales).

c) espèces naturalisées plus localement :

Rhode-Island	24
Massachussetts	83
New York	73
New Jersey	58
Pennsylvanie	57.

Le maximum de densité est observée dans le Massachussetts, avec une signification d'autant plus grande qu'il s'agit d'un État de superficie réduite.

Parmi les espèces naturalisées pérennes ou ligneuses, plus exigeantes et indicatrices des conditions de milieu, pensons-nous, que beaucoup d'espèces annuelles souvent cosmopolites, citons : *Ulex europaeus, Erica cinerea, Erica vagans, Genista tinctoria, Carex caryophyllea, Betonica officinalis*...

D'autre part, l'État du Massachussetts est aux États-Unis la limite nord de dispersion naturelle de *Baccharis halimifolia*, composée arbustive bien naturalisée dans les vases salées de nos côtes atlantiques avec une limite nord actuelle dans le Morbihan (Carnac).

A l'inverse, des espèces françaises surtout méridionales, telles que *Heliotropium*

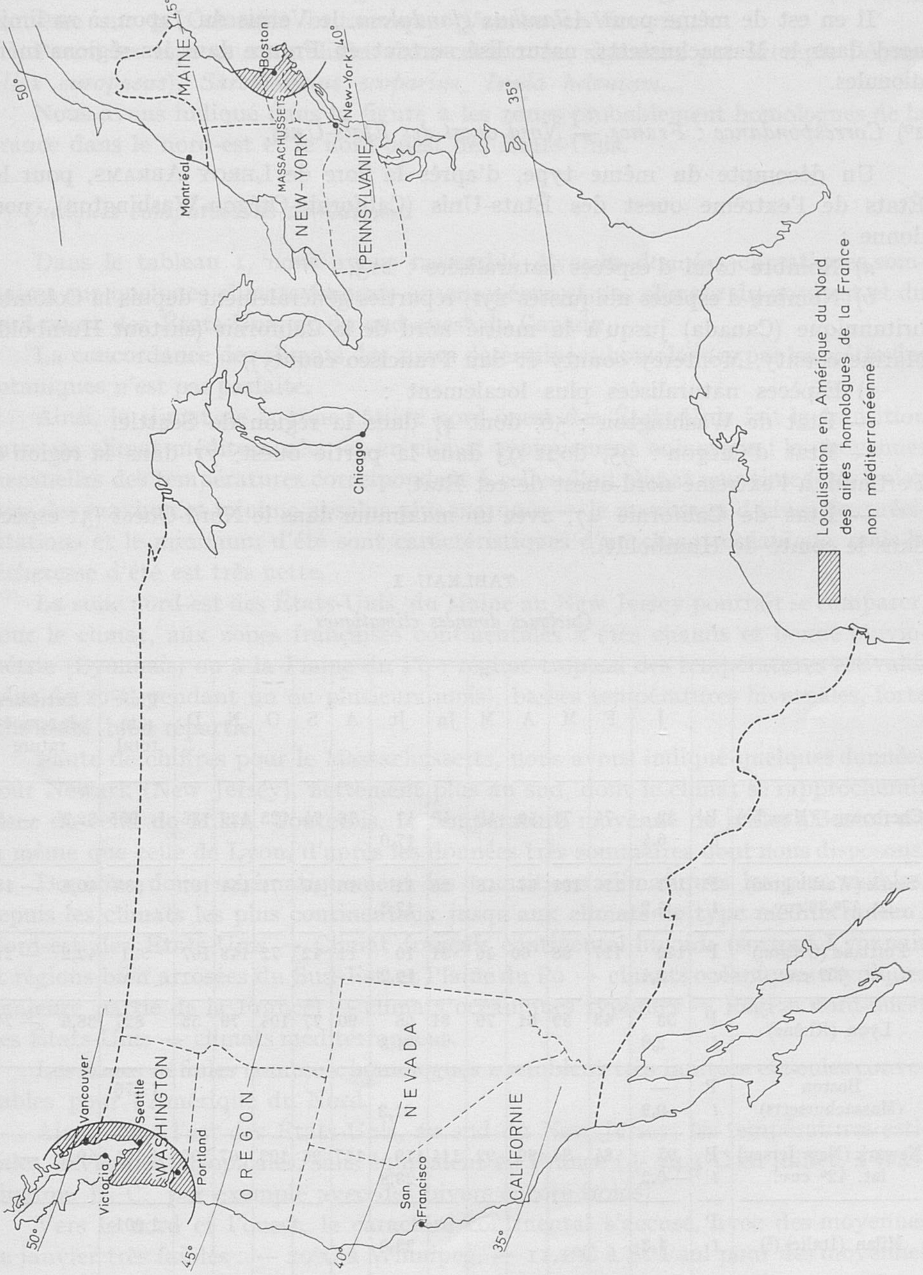

50°
45°
40°
35°
Vancouver
Victoria
Seattle
WASHINGTON
Portland
OREGON
NEVADA
San Francisco
CALIFORNIE
Chicago
Montréal
MAINE
Boston
MASSACHUSSETS
NEW-YORK
New-York
PENNSYLVANIE
Localisation en Amérique du Nord
des aires homologues de la France
non méditerranéenne

FIG. 2.

europaeum et *Asperugo procumbens* atteignent dans le Massachussetts la limite nord de leur naturalisation.

Il en est de même pour *Ailanthus glandulosa,* le Vernis du Japon, à sa limite nord dans le Massachussetts, naturalisé surtout en France dans les régions méridionales.

2°) *Correspondance : France — Nord ouest des Etats-Unis.*

Un décompte du même type, d'après la flore de LEROY ABRAMS, pour les États de l'extrême ouest des États-Unis (Californie-Orégon-Washington), nous donne :

a) Nombre total d'espèces naturalisées : 213,

b) Nombre d'espèces ubiquistes 131, réparties généralement depuis la Colombie britannique (Canada) jusqu'à la moitié nord de la Californie (surtout Humboldt, Marine county, Monterey county et San Francisco county),

c) Espèces naturalisées plus localement :

— État de Washington : 50, dont 47 dans la région de Seattle.

— État d'Orégon : 95, dont 93 dans la partie ouest, 71 dans la région de Portland, à l'extrême nord-ouest de cet État.

— État de Californie 47, avec un maximum dans le Nord-Ouest (31 espèces dans le comté de Humboldt).

TABLEAU I

Quelques données climatiques

		J	F	M	A	M	Jn	Jt	A	S	O	N	D	Pluie mm total	Extrêmes de température
Cherbourg (Manche)	P	82	74	71	50	49	45	47	76	74	125	126	136	955	32,9 — 9,1
	t	6,4						17,0							
Seatle (Washington) lat. 47°,30 env.	P	151	116	101	67	48	36	12	16	46	71	154	167	985	40,6 — 18,9
	t	4,2						17,3							
Portland (Orégon) lat. 45° env.	P	140	117	98	60	46	31	10	11	42	72	143	167	931	42,2 — 21,1
	t	3,4						19,2							
Lyon (Rhône)	P	33	43	59	61	79	81	66	90	77	104	79	55	827	38,6 — 24,6
	t	2,9						21,3							
Boston (Massachussetts)	P	—												1 076	
	t	—0,9						21,3							
Newark (New Jersey) lat. 42° env.	P	97	84	94	96	92	114	119	117	96	103	67	102	1 181	40,6 — 25
	t	—0,2						23,8							
Milan (Italie) (1)	P													1 001	
	t	1,3						23,8							

P = précipitations mm.
t = températures moyennes mensuelles, °C.
(1) pluies assez bien réparties, léger maximum d'été.

La zone homologue recherchée se situerait donc dans le nord-ouest de l'Orégon, en débordant sans doute sur la région très proche du Washington maritime (Seattle), peut-être sur la Colombie britannique (Vancouver-Victoria).

Parmi les espèces naturalisées dans cette zone, signalons par exemple l'Ajonc (*Ulex europaeus*), *Sarothamnus scoparius*, *Inula helenium*...

Nous avons indiqué dans la figure 2 les zones probablement homologues de la France dans le nord-est et le nord-ouest des États-Unis.

3°) *Quelques comparaisons climatiques.*

Dans le tableau 1, nous avons rassemblé diverses données climatiques sommaires sur quelques climats français ou européens et des climats du nord-est et du nord-ouest des États-Unis et du sud-ouest du Canada.

La concordance des climats des zones déterminées homologues par les méthodes botaniques n'est pas parfaite.

Ainsi, le climat de la zone côtière nord-ouest des États-Unis fait la transition entre un climat méditerranéen et un climat typiquement océanique : les moyennes mensuelles des températures correspondent à celles d'un climat maritime (étés frais), avec des maxima et minima absolus plus marqués — le maximum d'hiver des précipitations et le minimum d'été sont caractéristiques d'un climat océanique, mais la sécheresse d'été est très nette.

La zone nord-est des États-Unis, du Maine au New Jersey pourrait se comparer, pour le climat, aux zones françaises continentales à étés chauds et bonne pluviométrie (Lyonnais) ou à la Plaine du Pô : régime tropical des températures estivales (plus de 20°C pendant un ou plusieurs mois), basses températures hivernales, forte pluviosité bien répartie.

Faute de chiffres pour le Massachussetts, nous avons indiqué quelques données pour Newark (New Jersey), nettement plus au sud, dont le climat se rapprocherait assez de celui de Milan. Toutetois, la température moyenne de juillet à Boston est la même que celle de Lyon, d'après les données très sommaires dont nous disposons.

Donnons donc schématiquement les transitions climatiques les plus visibles, depuis les climats les plus continentaux jusqu'aux climats de type méditerranéen : Nord-est des États-Unis → Climat français continental humide (surtout Lyonnais et régions bien arrosées du Sud-Est) et Plaine du Pô → climats océaniques atypiques (majeure partie de la France) → climats océaniques typiques → Région nord-ouest des États-Unis → climats méditerranéens.

Les zones définies comme « homologues » semblent très limitées et seules convenables pour l'Amérique du Nord.

Ainsi, dans l'est des États-Unis, au sud du New Jersey, les températures estivales deviennent tropicales, sans équivalent en France (+ 24,4°C en juillet, à Washington. D. C., par exemple avec des hivers encore froids).

Vers le nord et l'ouest, le caractère continental s'accuse, avec des moyennes de janvier très faibles : — 20°C à Winnipeg, — 11,1°C à St Paul pour des moyennes de juillet comparables aux nôtres, respectivement de 18,9 et 22,2°C.

En allant vers l'ouest, le caractère steppique s'accentue.

De même, dans la région Ouest pacifique, les étés deviennent très arides au sud ou à l'est de la zone définie comme « homologue », avec 2 à 3 mois sans aucune préci-

pitation : nous passons de types climatiques tempérés moyens à des climats méditerranéens accentués ou désertiques ou steppiques.

Dans le nord de cette dernière zone, les moyennes d'été baissent très sensiblement (+ 15,6°C en juillet seulement à Victoria, île de Vancouver pour une moyenne de janvier de + 3,9°C).

III. DÉVELOPPEMENT — DISCUSSIONS

A) *Autres zones homologues possibles*

Pour la détermination des aires « homologues » du climat français aux États-Unis, nous disposions de documents botaniques abondants.

Il en est tout différemment pour beaucoup d'autres pays qui, à priori présenteraient des types de climats voisins du nôtre.

Signalons cependant que M. Y. Nuttonson, 1951, donne pour « homologue agroclimatique » du Massachussetts au Japon les préfectures de Hakodaté (île d'Kokkaïdo) et de Morioka (île de Honshu) : cette zone pourrait ainsi être considérée comme assez « homologue » de nos types de climats continentaux.

Pour l'hémisphère sud, nous ne disposons d'aucun document botanique. — De plus, les échanges humains plus rares sont à mettre en corrélation avec des naturalisations moins abondantes sur le plan botanique.

Tout au plus pourrions-nous signaler quelques analogies entre nos climats les plus océaniques avec celui de la Nouvelle-Zélande (île du Sud) et de l'Argentine subandine (vallées bien arrosées du Chubut, Neuquen, Rio Negro).

B) *Quelques critiques*

On ne connaît que très rarement l'origine géographique exacte des écotypes des espèces introduites qui se naturalisent.

Or, ces espèces sont certainement représentées, dans leur aire d'origine, par de nombreux écotypes locaux, présentant des qualités d'adaptation différentes.

D'autre part, objectons que beaucoup d'espèces s'adaptent certainement à des conditions climatiques différentes de celles de leur aire d'origine, soit par transgressions génétiques pour des espèces à grande variabilité, soit par une plasticité intrinsèque très marquée.

Ainsi, J. W. Gregor (1956) signale-t-il le cas d'un type apomictique de *Poa pratensis* qui s'est révélé le meilleur dans des séries d'essais, à la fois à Volbu (Norvège, 500 m d'altitude), en Californie dans la Sierra Nevada, dans l'Indiana c'est-à-dire dans des régions à climats extrêmement différents.

Ce *Poa pratensis* s'est donc révélé, non seulement bien adapté, mais encore supérieur en chaque localité, aux variétés sélectionnées localement.

Nous pourrions d'autre part invoquer la création de nouveaux écotypes, adaptés à des conditions climatiques plus océaniques ou plus continentales que les extrêmes observés dans les aires d'origine.

Par exemple, l'Ajonc (*Ulex europaeus*) s'est naturalisé abondamment sous des climats à caractère océanique plus marqué que les nôtres : Nouvelle-Zélande, îles Falklands.

Il est même très possible que des espèces primitivement très localisées (endémiques) puissent conserver un potentiel d'adaptation insoupçonné : espèces jeunes de grande variabilité génétique, ou espèces reliques ne subsistant qu'en des aires très limitées par suite de changements de climats, autant d'hypothèses vraisemblables.

C'est ainsi que le Robinier (*Robinia pseudocacia*) est donné comme originaire du Comté de Monroe en Pennsylvanie par la flore de BRITTON et BROWN (1913), et répandu en des temps assez anciens dans une grande partie de l'Amérique du Nord, puis en Europe.

De même, d'après la flore de LEROY ABRAMS, *Matricaria matricarioides* (= *Matricaria discoidea*) aurait été primitivement localisée dans le sud de l'Alaska (Unalaska) avant de se répandre comme cosmopolite tempérée.

Un autre exemple fameux est celui de *Metasequoia glyptostroboides*, Conifère relique découvert en Chine en 1947 en une trentaine d'exemplaires vivants seulement : introduite dans de nombreux arboretums, cette espèce s'est révélée bien adaptée aussi bien au Canada qu'en Angleterre, en France, en Allemagne, c'est-à-dire sous des climats certainement très différents de ceux de son aire d'origine.

Dans la figure 3 nous donnons schématiquement les diverses possibilités de l'adaptation.

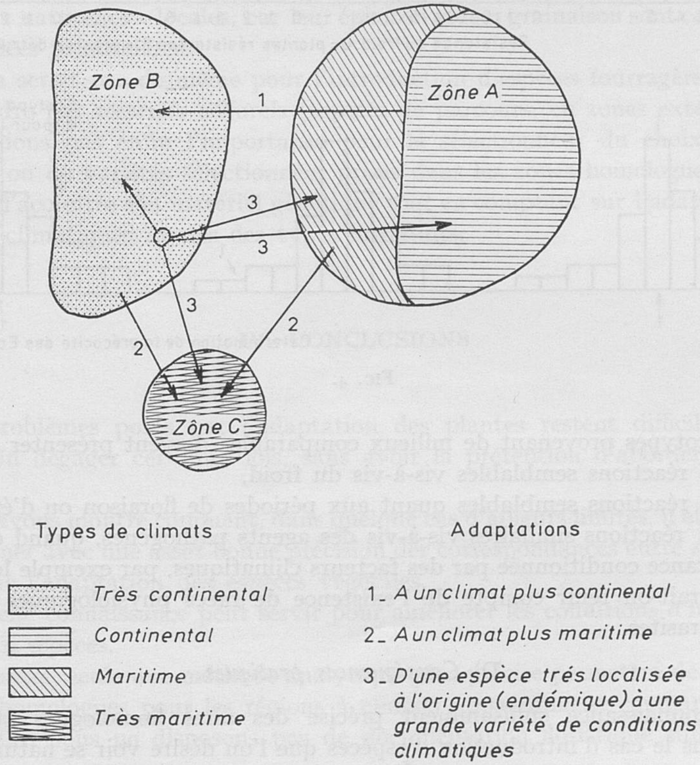


FIG. 3.

Pour parer à ces objections évidentes, nous avons défini les aires homologues par une statistique portant sur un nombre assez grand d'espèces naturalisées, dont les modalités d'adaptation ne sont sans doute pas les mêmes : il est évident que ces définitions sont d'autant meilleures que les échanges de flores portent sur davantage d'espèces.

C) *Possibilités de vérifications par l'étude des écotypes*

L'étude comparative d'écotypes appartenant à des espèces communes à des zones supposées homologues peut porter sur des caractères d'adaptation au milieu pour permettre de vérifier l'homologie des conditions climatiques.

Dans la figure 4, nous indiquons quelques schémas de notations possibles.

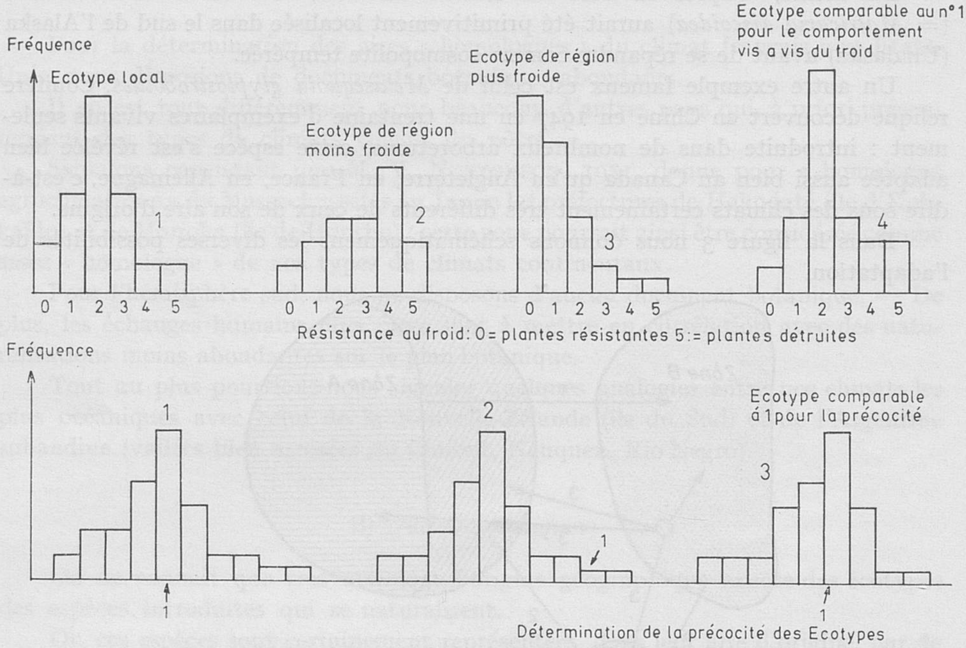


FIG. 4.

Des écotypes provenant de milieux comparables doivent présenter :

— des réactions semblables vis-à-vis du froid,

— des réactions semblables quant aux périodes de floraison ou d'épiaison,

— des réactions similaires vis-à-vis des agents pathogènes, quand ceux-ci ont leur importance conditionnée par des facteurs climatiques, par exemple les rouilles : encore devrait-on tenir compte de l'existence de races physiologiques différentes chez les parasites.

D) *Conséquences pratiques*

Une connaissance suffisamment précise des aires homologues bénéficierait surtout dans le cas d'introduction d'espèces que l'on désire voir se naturaliser.

C'est ce que l'on recherche dans les introductions d'essences forestières pour

lesquelles l'on ne dispose pas en général de semences de variétés sélectionnées localement, mais pour lesquelles on essaye de choisir des « provenances » meilleures que les autres : en principe, ces meilleures origines devraient correspondre aux aires homologues.

Parmi les résineux exotiques souvent introduits dans les boisements, nous remarquerons que le nord-ouest des États-Unis nous a donné nombre d'espèces importantes : Sapin de Vancouver (*Abies grandis*), Sapin de Douglas (*Pseudotsuga douglasii*), Épicéa de Sitka (*Picea sitchensis*), Thuya géant (*Thuja plicata*), Cyprès de Lawson (*Chamaecyparis lawsoniana*), surtout adaptés aux climats à tendances océaniques : sans doute serait-il utile de choisir des origines correspondant à l'aire homologue déterminée dans cette mise au point, à savoir zone côtière autour de Seattle-Portland.

Pour les espèces cultivées, le problème semble plus complexe.

En première approximation, les variétés sélectionnées dans les aires « homologues » conviendraient mieux que d'autres.

Mais les artifices culturaux autorisent la culture dans des milieux divers : irrigation sous climats trop secs par exemple.

Parfois, l'on recherche spécialement des écotypes qui seraient incapables de se spontanéiser : ainsi, pour une production précoce de fourrage sous climats doux, l'on a introduit des types méridionaux de graminées (Fétuques élevées d'Afrique du Nord ou du sud de la France en Angleterre), types qui ne sont pas adaptés aux conditions « naturelles » locales, car leur épiaison et leur grainaison sont compromises par des gelées printanières.

Il n'en serait pas de même pour l'introduction d'espèces fourragères destinées à se répandre par ressemis naturels (espèces de parcours, en zones extensives).

N'oublions pas enfin l'importance pour le sélectionneur du choix d'espèces, d'écotypes ou de variétés sélectionnées prises dans les zones homologues, pour lui permettre d'accroître son matériel génétique tout en comptant sur l'adaptation aux conditions climatiques locales des types introduits.

IV. CONCLUSIONS

Les problèmes posés par l'adaptation des plantes restent difficiles et nous avons voulu dégager certaines lois, sans avoir la prétention d'aborder à fond ce sujet.

Nous avons montré comment, dans quelque cas d'ailleurs limités, il était possible de déterminer avec une assez bonne précision des correspondances entre zones homologues pour l'adaptation des espèces végétales.

Une telle connaissance peut servir pour améliorer les conditions d'introduction de certaines espèces.

Par contre, seule une méthode analytique plus précise permettra de déterminer ces zones homologues pour les régions à climats apparemment comparables, mais sur lesquelles nous ne disposons pas de documentation floristique suffisante.

Reçu pour publication en avril 1963.

SUMMARY

THE POSSIBILITY OF DETECTING HOMOLOGOUS CLIMATES BY FLORISTIC METHODS

An attempt has bene made to establish which series of zones are homologous with respect to the adaptation of plant species, by a method based on the determination of the zones which have a maximum frequency of naturalised plant species originating from a given region.

An example shows that the zones homologous to the average French climate correspond, in the United States, to Massachussetts in the East, and to North-West Oregon and South-West Washington in the West.

Finally, the imperfections of the method, the means of checking the results, together with the obvious applications of this recognition of homologous habitats are discussed.

ZUSAMMENFASSUNG

DIE MÖGLICHKEIT. MITTELS FLORISTISCHER METHODEN HOMOLOGE KLIMATISCHE VERHÄLTNISSE ZU ERKENNEN

Die Feststellüng homologen, Gebietsteile in Bezug auf die Anpassung von Pflanzenarten würde untersücht. Die angewandte Methode gründer sich auf die Begrenzüng von Gebieten, in denen eine Höchstzahl von akklimatisierten Pflanzenarten angefunden wird, die dasselbe Ursprungsgebiet haben.

Ein Beispiel zeigt dass, in Amerika, die dem durchschnittlichen französischen Klima homologen Gebiete Massachussett im Ostem, und Nord-West Oregon und Süd-West Washington im Westen sind.

Dann wurden die Unzulänglichkeiten der Methode, Prüfungsmethoden ihrer Resultate und die offensichtlichen Anwendungs-möglichkeiten der Erkennüng von homologen Gebieten besprochen.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BRITTON, BROWN, 1913. *Illustrated flora of the northeastern United States and adjacent Canada.* Scribner's and sons. New york, 3 Vol.

FRANKEL O. H., 1945. Invasion and evolution of plants in Australia and New Zeal. *Caryologia,* Suppl. to Vol. **6**, 600-619 (*Proc. 9th Int. Congr. Genetics* Bellaggio, Italie, 1953).

FRANKEL O. H., 1957. The biological system of plant introduction. *J. Austr. Inst. Agric. Sci.,* **23**, 302-307.

GAUSSEN H., 1955. Expression des milieux par des formules écologiques, leur représentation cartographique. *C. N. R. A.,* LIX, 257-269.

GLEASON A., 1958. *Illustrated flora of the northeastern United States and adjacent, Canada,* Lancaster Press· Inc. Pensylvania, 3 Vol.

GREGOR J. W., 1956. Genotypic environmental interaction and its bearing on a practical problem of international interest. *7th Int. ernath. Int. Grassland Congr.,* Palmeston North, New Zaeland.

HARTLEY W., 1961. The application of comparative floristic studies to the problem of pasture plant introduction for arid Australia. *F. A. O. Rome, PEI/VIf/4* (réunion du 10-20 juillet 1961).

HITCHCOCK A. S., 1950. *Manual of Grasses of the United States.* U. S. Departement of Agriculture, 1051 p.

HOLDGATE M. V., 1961. Vegetation and soils in the south chilean islands. *J. Ecology,* **49**, 3, 559-580.

LEROY ABRAMS, 1955 à 1959. *Illustrated flora of the Pacific States.* Stanford University Press. California, 4 Vol.

NUTTONSON M. Y., 1951. *Ecological crop geography and field practices in Japan, Japan's natural vegetation and agro-climatic analogues in North-America.* Am. Inst. Crop. Ecol., 218 p.

NUTTONSON M. Y., 1949. *Ecological crop geography of Germany and its agroclimatic analogues in North-America.* Am. Inst. Crop. Ecol., 36 p.

PEGUY Ch. P., 1961. *Précis de climatologie.* Masson et Cie, Paris, 331 p.

PERRIN DE BRICHAMBAUT G., 1961. Contribution de la climatologie à la prospection et à l'introduction des plantes. *F. A. O. Rome, PEI/VII/7* (réunion du 10-20 juillet 1961).

WHYTE R. O., MOIR T. R. G., COOPER J. P., 1959. Les graminées en agriculture. *F. A. O., Rome,* 483 p.

WHYTE R. O., 1959. Prospection, récolte et introduction des plantes. *F. A. O., Rome,* 126 p.

X, 1909. *Recensement agricole national. L'élevage et l'agriculture en* 1908. Monographie, tome III. Buenos Aires. Ateliers typographiques du Bureau météorologique argentin, 730 p.

Ann. Amélior. Plantes, 1963, **13** (3), 291-292

CHRONIQUE DES LIVRES

ÅKERBERG E. H., HAGBERG A., OLSSON G., TEDIN O. — RECENT PLANT BREEDING RESEARCH, SVALOF, 1946-1961. Almovist and Wisksell, Stockholm, Goteborg, Upsala; John Wiley and Sons, New-York, London, 346 p., 1963.

L'Association suédoise des Semences (Swedish Seed Association) présente, dans ce volume qui fait suite à celui qui fut édité en 1948 à l'occasion du 60e anniversaire de la création de cet organisme, quelques aspects des travaux effectués au cours des 15 dernières années à l'Institut de Svalöf et dans ses filiales.

Après une introduction retraçant l'évolution des structures de cet organisme et son activité qui se manifeste notamment par la mise sur le marché de 79 variétés nouvelles pour la période 1946-1961, divers chercheurs de l'Institut présentent sous l'aspect théorique, compte tenu des incidences pratiques, des résultats obtenus ou escomptés, une analyse des travaux qu'ils ont réalisés.

Les exposés traitent de trois grands sujets :

— les méthodes de sélection (définition, efficacité, justification du choix d'une méthode déterminée dans le cas de l'amélioration d'une espèce ou d'une série d'espèces),

— la résistance aux parasites cryptogamiques, aux prédateurs, aux accidents climatiques,

— la recherche de la productivité et de la qualité sur la base d'études physiologiques ou biochimiques préliminaires.

Dans la première série d'exposés, nombreux sont ceux qui abordent la question de la mutagenèse, apportant des arguments fondamentaux et expérimentaux en faveur de l'utilisation des mutants induits dans un programme de sélection.

L'intérêt des hybrides intergénériques et interspécifiques est analysé dans deux rapports traitant l'un des *Triticale*, l'autre des produits de croisements entre divers *Brassica*.

Le recours à la polyploidie induite soulève parfois quelques difficultés, notamment à propos de la fertilité des tétraploïdes chez le Seigle, mais les résultats obtenus chez diverses espèces dont on utilise l'appareil végétatif (Trèfle violet, Betteraves, Choux-navets, Choux fourragers) et chez qui, d'ailleurs, les problèmes de fertilité sont à résoudre également, montrent l'intérêt qu'il peut y avoir à parfaire nos connaissances sur de tels sujets.

Finalement les méthodes de sélection applicables à une espèce sont déterminées par son système de reproduction. Le rapport de A. LUNDQVIST traite à ce propos de l'auto-incompatibilité chez 4 espèces de graminées et de ses conséquences, selon que l'on manipule du matériel di- ou tétraploïde.

La recherche de variétés résistantes aux parasites cryptogamiques et aux prédateurs doit naturellement tenir compte de l'existence de races biologiques. Ce point est bien illustré par les rapports de J.M. MACKEY et *al.*, d'une part, traitant surtout de l'aspect génétique des relations hôte-parasite, puis de I. WALSTEDT et S. BINGEFORS, analysant la variabilité des populations de diverses espèces de Nématodes.

Depuis quelques années, la recherche de variétés résistantes se réalise en tenant compte non seulement de ces aspects génétiques mais de plus en plus en essayant de découvrir quelles causes biologiques générales peuvent agir sur le comportement réciproque d'une plante hôte et d'un parasite, ou sur celui d'un végétal à l'égard des variations du climat. Deux exemples de telles recherches sont exposés par V. UMAERUS, à propos de la résistance au Mildiou chez la Pomme de terre et par B. LOÖF et G. ANDERSSON au sujet de la sélection de types de Colza et de Navette résistants au froid.

La transition est toute trouvée pour arriver à la troisième série de rapports qui commence par deux exposés de V. STOY : « Aspects physiologiques de la création de variétés productives », et « Les enceintes climatisées de la Swedish Seed Association ».

L'on passe passe tout naturellement à l'analyse biochimique des facteurs de qualité chez les céréales panifiables, puis chez les crucifères oléagineuses.

Les quatre rapports traitant de ce sujet montrent, en définitive, que des progrès sensibles peuvent être réalisés dans le domaine de la recherche de produits de qualité, car la variabilité génétique du matériel analysé, mise à part l'intervention des conditions de milieu et de traitement des produits bruts récoltés, est souvent importante.

Ce volume, agréablement présenté, bien illustré, est certainement d'un grand intérêt sur le plan de l'information générale et particulière, d'ordre scientifique et technique.

La plupart des articles qui le composent sont des mises au point sur des problèmes qui retiennent l'attention des sélectionneurs actuels.

Ils démontrent également combien une coopération entre représentants de plusieurs disciplines de recherche peut être constructive.

J. Re.

Le Directeur-Gérant: M. L. Cagnac

Impression Bussière à Saint-Amand (Cher), France. 28-11-1963.

Dépôt légal: 4e trimestre 1963. No d'impression: 1239.

ANNALES
DE
L'AMÉLIORATION
DES
PLANTES

Vol. 13 - 1963 - n° 4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs et de l'Institut national de la Recherche agronomique.

Ann. Amélior. Plantes, 1963, **13** (4), 293-306.

MUTATIONS SOMATIQUES INDUITES PAR DES AGENTS MUTAGÈNES CHIMIQUES ET DES RAYONNEMENTS GAMMA CHEZ DES PLANTES D'ORGE HÉTÉROZYGOTES POUR DES DÉFICIENCES CHLOROPHYLLIENNES [1]

G. S. RYAN [2] et H. HESLOT

Instituto de Fitotecnia, Castelar, République Argentine ;

Laboratoire de la Chaire de Génétique, Institut national agronomique, Paris

SOMMAIRE

Les auteurs ont employé la technique d'induction de mutations somatiques chez des plantes d'orge hétérozygotes pour des *loci* qui interviennent dans le contrôle de la synthèse des pigments chlorophylliens. Cette méthode avait été antérieurement décrite par FAVRET (1960).

L'action mutagène de deux substances chimiques (un ypérite à l'azote et le méthane sulfonate d'éthyle) et d'un agent physique (les rayons gamma) a été étudiée sur trois *loci* déjà employés auparavant et, pour la première fois, chez douze lignées mutantes obtenues sous l'effet du MSE. On a trouvé des réactions différentes selon le *locus* et l'agent mutagène considéré.

En ce qui concerne les irradiations par les rayons gamma, on a montré qu'il existait un effet de stockage très net.

Les résultats montrent qu'il serait opportun de reconsidérer la notion de dose létale 50 (DL-50) en ce qui concerne la détermination des conditions optimales de traitement par les agents mutagènes. Il paraît important de tenir compte des conditions dans lesquelles les graines se trouvent placées après les traitements.

INTRODUCTION

Pour étudier le mode d'action des agents mutagènes chez les plantes supérieures, l'utilisation des mutations somatiques présente d'incontestables avantages. A condition d'employer des techniques appropriées, les effets génétiques induits par les traitements peuvent être rapidement observés et aisément analysés.

(1) Ce travail a bénéficié de l'aide de l'Institut National de la Recherche Agonomique et de celle du Commissariat à l'Énergie Atomique (Service de Biologie, Contrat nº 4 253/2.

(2) Ce travail a été réalisé dans le Laboratoire de Génétique de l'Institut national agronomique à Paris, pendant l'année où l'auteur y a séjourné en qualité de boursier du gouvernement français (Association pour l'Organisation des Stages de Techniciens étrangers dans l'Industrie française — ASTF) et de l'Instituto Nacional de Technologia Agropecuaria (INTA) de la République Argentine.

Le présent travail, qui utilise ces méthodes, a été entrepris pour rechercher s'il existe des phénomènes d'action sélective entre les différents agents mutagènes, en particulier entre les radiations ionisantes et les agents chimiques.

Dans le même esprit, FAVRET (1960) a publié les résultats d'une étude comparée des effets des rayons x et du méthane sulfonate d'éthyle sur quatre gènes d'albinisme chez l'Orge. En plus des références déjà mentionnées par FAVRET dans la bibliographie de son travail (KOO, 1958 ; SPARROW, 1956 ; STEIN et STEFFENSEN, 1959 *a* et *b*) nous pouvons citer d'autres travaux qui ont fait l'objet de publication récentes.

C'est ainsi que SPARROW et *al.* (1961) ont étudié les mutations somatiques produites dans des pétales d'Antirrhinum (et dans d'autres espèces) par des rayons gamma et des rayons X appliqués de façon chronique ou aiguë. Les plantes utilisées étaient hétérozygotes pour des gènes agissant sur la couleur des fleurs. Il a été trouvé que ces traitements induisaient des cassures chromosomiques et non des mutations ponctuelles.

De même, BIANCHI (1960 *a* et *b*) a utilisé des grains de maïs hétérozygotes pour le gène récessif « yellow-green » (yg^2) dans des expériences d'irradiation. L'apparition de secteurs dans les feuilles a servi de critère pour étudier l'action de pré- et post-traitements et l'influence de la teneur en eau des grains sur la radiosensibilité (BIANCHI et CONTIN 1961).

CUANY et MORAN VAL (1952) ont employé des graines hétérozygotes issues de plusieurs croisements de *Gossypium hirsutum* et *G. barbadense* et portant des gènes marqueurs. Il s'agissait de comparer les fréquences de mutations induites (représentées par des taches d'une autre couleur sur les feuilles) à la suite de divers traitements par les rayons gamma.

LATTERELL et STEFFENSEN (1962) ont étudié les variations de la radiosensibilité des grains de maïs pendant les premiers stades de la germination, en utilisant des hétérozygotes pour yg^2.

ZACHARIAS et EHRENBERG (1962) se sont intressés à la production des taches sur les feuilles de *Pisum* et d'autres légumineuses afin d'étudier l'activité de certaines substances chimiques et de préciser leur mode d'action.

Enfin, RODRIGUEZ et FAVRET (1962) ont utilisé une technique identique à la nôtre pour déterminer l'effet combiné de l'aldéhyde formique et des rayons X sur l'orge.

Depuis fort longtemps, il a été signalé qu'il existait des différences entre les radiations ionisantes et les mutagènes chimiques quant à leur mode d'action. Nous ne pouvons prétendre passer en revue ici les innombrables travaux sur ce sujet, et il nous suffira de citer quelques-uns de ceux qui ont été récemment publiés : sur la fréquence d'induction des mutants chlorophylliens et morphologiques ainsi que sur les spectres de mutation chez le riz (MATSUO et ONOZAWA, 1961) ; sur le taux de mutation et leur spectre chez *Arabidopsis thaliana* (RÖBBELEN, 1962) ; sur les cassures chromosomiques chez le blé (ZOZ, 1961) ; sur les effets causés chez le blé tendre et le blé dur (SCARASCIA et *al.*, 1961) ; sur la fréquence des mutants chlorophylliens, physiologiques et morphologiques et leur spectre chez l'orge (EHRENBERG et *al.*, 1961) ; sur l'action différentielle de quelques agents mutagènes en ce qui concerne l'induction de mutants du type « eceriferum » (« glossy ») chez l'orge (LUNDQVIST et von WETTSTEIN, 1962).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

A) Technique

La technique utilisée pour la détection des mutations somatiques est celle déjà décrite par Favret (*op. cit.*). Il est bon, cependant, d'en indiquer les principes essentiels.

Si une plante A*a* est hétérozygote pour un gène *a* contrôlant la synthèse de la chlorophylle (par exemple un gène d'albinisme), toute mutation du type A→*a* ou toute délétion de A conduira au phénotype récessif *aa* ou *a*. La cellule où un tel événement s'est produit, et toutes celles qui en dérivent par division, montreront un phénotype récessif distinct du reste de la plante.

Si une cellule méristématique foliaire est affectée, sa descendance apparaitra comme une bande longitudinale (voir photos).

Étant donné qu'une plante normale possède un très grand nombre de gènes commandant la synthèse des pigments chlorophylliens, la mutation AA→*aa* ou *a* est possible même chez les plantes homozygotes. Toutefois, si l'on admet que les mutations sont des événements indépendants, la fréquence d'apparition du phénotype (*a*) est évidemment bien plus faible chez les homozygotes que chez les hétérozygotes.

Néanmoins, les bandes présentes sur les feuilles peuvent avoir une autre origine (phénocopies, mutations de plastes, maladies, piqûres d'insectes). Il est donc tout à fait essentiel d'étudier comparativement les deux lignées homozygotes AA et hétérozygotes A*a* lorsque l'on cherche à savoir si un agent mutagène déterminé est capable d'induire la mutation A→*a*. Les plantes des deux séries doivent être traitées dans les mêmes conditions, cultivées dans le même milieu et le même obervateur doit enregistrer les résultats.

Pour l'analyse des résultats expérimentaux, nous avons employé les formules proposées par Favret (*op. cit.*) :

$$\Delta = H - D \qquad (1)$$

où H et D représentent la fréquence des bandes par feuille, respectivement dans les lignées homozygotes et hétérozygotes. Cette formule résulte d'une simplification de la formule initiale, après élimination de facteurs négligeables.

Pour les lignées hétérozygotes utilisées dans le présent travail, nous nous sommes assurés que la ségrégation était bien nette et conforme aux proportions 3 : 1. La descendance d'une plante A*a* comporte moitié de A*a*, un quart de AA et un quart de *aa* qui meurent à un stade précoce de leur développement. Comme il est impossible de distinguer les AA des A*a*, nous employons la formule suivante, où *Het* représente la quantité de bandes trouvées dans la lignée hélérozygote :

$$H = 1{,}5\ (Het - D/3) \qquad (2)$$

B) Lignées mutantes

Pour nos traitements, nous avons choisi trois lignées hétérozygotes, d'origine spontanée, qui ont déjà été utilisées dans le même but : *Trebi I*, *Colsess V* et *Nigrate*. Les deux premières nous ont été données par D. Robertson et la troisième par E. Favret. Elles ont toutes les trois été multipliées à l'Instituto de Fitotecnia, Castelar, République Argentine.

Nous avons utilisé, d'autre part, douze lignées hétérozygotes pour des gènes responsables de déficiences chlorophylliennes que nous avons dénommées A-B-C-D-E-F-G-I-J-N-O-P-Q-R. Toutes sont issues de la variété *Rika* et ont été isolées après traitement par le méthane sulfonate d'éthyle. Nous n'avons pas recherché si certains des gènes mutants en cause appartiennent au même locus.

Les quinze lignées hétérozygotes utilisées ségrègent pour différents types d'albina, sauf D *(xantha-viridis)* et G (*virido-albina* très variables). Dans tous les cas, nous avons fait des comptages et nous nous sommes assurés que le pourcentage de plantules de type mutant restait toujours aux alentours de 25 p. 100.

La quantité de graines dont nous disposions ne nous a pas permis de faire les trois types de traitements sur les 15 lignées utilisées.

Dans tous nos essais, nous avons jugé qu'il était absolument inutile de prévoir des témoins non traités, et ceci pour les raisons suivantes :

1) notre expérience personnelle qui nous indique que la fréquence d'apparition spontanée de bandes mutantes sur les feuilles est très faible. Elle est, de toute façon, extrêmement petite si on la compare à celle observée après un traitement mutagène.

2) dans ces essais le véritable témoin est bien entendu le groupe des plantes homozygotes traitées que l'on compare, chaque fois, aux plantes hétérozygotes.

C) Agents mutagènes

Nous avons utilisé trois sortes d'agents mutagènes :

1) Le méthane sulfonate d'éthyle (MSE) $CH_3\ SO_2OC_2H_5$: il est aujourd'hui fort connu et employé dans plusieurs laboratoires. On peut le considérer comme la substance chimique sans doute la plus efficace que l'on ait testée sur l'orge jusqu'à présent. (Heslot et *al.*, 1959 ; Heslot, 1959 ; Heslot 1960 *a* et *b* ; Heslot, 1961). Dans le cas présent, il nous a été possible de comparer son action sur des lignées mutantes d'origine spontanée et sur des lignées mutantes issues elle-même d'un traitement par le MSE.

Les traitements furent réalisés par trempage des graines sèches dans des solutions aqueuses à 0,8 p. 100 (en volume) penant 6 heures, à la température de 24° C. On a maintenu une agitation continue et utilisé un volume de solution égal à 10 fois celui des graines traitées. Après le traitement, les graines ont été soigneusement lavées à l'eau courante et semées sans délai.

2) Un ypérite à l'azote $(C_2H_5)_2N\ CH_2CH_2Cl.\ HCl$ sous la forme de chlorhydrate. Il s'agit d'une substance dont l'activité mutagène à été étudiée à l'Institut Agronomique par les méthodes classiques d'induction de mutants chlorophylliens chez l'orge. Pour des traitements d'une durée de 24 heures, à 24° C, la DL-50 correspond à une concentration de 8 p. 100 (en poids) pour le chlorhydrate, ou de 3 p. 100 (en poids) si la base est libérée par addition de la quantité calculée de soude.

Les conditions des traitements (6 heures–24°C) furent similaires à celles du MSE, mais on employa une solution à 3 p. 100 (en poids) additionnée de la quantité théorique de soude.

3) Les rayonnements gamma : les traitements ont été effectués par M. Pereau-Leroy (Département de Biologie, Commissariat à l'Énergie Atomique, Saclay) avec une bombe au Cobalt 60. La dose totale mesurée a été d'à peu près 15 000 R. Afin d'être sûr que les graines homozygotes et hétérozygotes d'une même lignée mutante aient reçu exactement la même 'dose, elles ont été placées côte à côte dans la même enveloppe. Il se peut qu'il y ait quelques petites différences de dose entre lignées mutantes, en raison d'expositions inégales à la source radioactive, mais il est certain que cela n'a pu se produire pour les homozygotes et les hétérozygotes d'une même lignée.

Les graines irradiées de chaque lignée mutante furent divisées en deux lots qui furent semés avec un décalage de vingt-cinq jours (pour abréger, nous les appellerons dates I et II). Le premier semis (date I) a été fait après l'irradiation. Les semences restantes ont été conservées, jusqu'à la date II, dans une boîte métallique à la température du laboratoire.

D) Semis et examen

Toutes les graines traitées ont été semées dans des caisses en bois contenant un compost approprié, puis placées dans une serre ou sous bâche, dans des conditions optimales de température et d'humidité. Afin d'empêcher le tallage, nous avons fait un semis très dense.

Nous avons fourni un éclairage d'appoint par tubes fluorescents Phytorel et procédé à tous les traitements fongicides et insecticides nécessaires, ainsi qu'à des apports de solutions nutritives minérales.

Dix à quinze jours après le semis, on a compté le nombre de survivants et étudié les ségrégations de mutants chlorophylliens.

Pour l'examen des secteurs mutants, les plantes ont été arrachées et examinées soigneusement. Nous n'avons enregistré que les secteurs qui apparaissent à partir de la 4e feuille (en partant du collet) et jusqu'à la 7e ou la 8e feuille. Bien qu'il s'en produise quelquefois, nous n'avons pas tenu compte des secteurs affectant les trois premières feuilles ou les talles. Lorsqu'un secteur identique d'aspect et de position se retrouve dans plusieurs feuilles successives d'une même plante, nous considérons qu'il correspond à une seule mutation et il n'est compté qu'une fois.

RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

Les résultats de l'examen des feuilles, à la suite des trois sortes de traitements effectués, figurent dans les tableaux 1 à 3. Nous avons utilisé le test de STUDENT-FISHER pour comparer statistiquement les fréquences de secteurs par feuille chez les

TABLEAU 1

Méthane sulfonate d'éthyle. Analyses des fréquences de mutation obtenues

Mutants	Plantes homozygotes: Feuilles examinées	Secteurs trouvés	(D) Fréquence secteurs feuille (1) 10^{-3}	Plantes hétérozygotes: Feuilles examinées	Secteurs trouvés	(Het) Fréquence secteurs feuille (1) 10^{-3}	Calculé (H) $\times 10^{-3}$ (voir formule (2))	Différence $\times 10^{-3}$ (voir formule (1))	Valeurs de « t »	Probabilité (P) (1)
Trebi....	737	135	183,1	1 098	228	207,6	219,8	+ 36,7	± 1,552	> 0,1
Colsess ..	229	43	187,7	357	63	176,4	170,7	— 17,0	± 0,476	> 0,6
J........	515	82	159,2	769	130	169,0	173,9	+ 14,7	± 0,626	> 0,5
N.	559	99	177,1	541	109	201,4	213,5	+ 36,4	+ 1,201	> 0,2
O	361	82	227,1	907	195	214,9	208,8	— 18,3	± 0,662	> 0,5
P	254	44	173,2	563	135	239,7	272,9	+ 99,7	± 2,932	< 0,01(2)
C	241	52	215,7	579	101	174,4	153,7	— 62,0	± 1,988	⩽ 0,5
D	260	54	207,6	457	97	212,2	214,5	+ 6,9	± 0,201	> 0,8
G	273	51	186,8	525	107	203,8	212,3	+ 25,5	± 0,781	> 0,4

TABLEAU 2

Ypérite à l'azote. Analyse des fréquences de mutation obtenues

Mutants	Plantes homozygotes: Feuilles examinées	Secteurs trouvés	(D) Fréquence secteurs feuille (1) 10^{-3}	Plantes hétérozygotes: Feuilles examinées	Secteurs trouvés	(Het) Fréquence secteurs feuille (1) 10^{-3}	Calculé (H) $\times 10^{-3}$ (voir formule (2))	Différence $\times 10^{-3}$ (voir formule (1))	Valeurs de « t »	Probabilité (P) (1)
Trebi....	785	10	12,7	1 090	22	20,1	23,8	+ 11,1	± 1,419	0,1
P	577	6	10,3	844	25	29,6	39,2	+ 28,9	± 3,158	0,01 (3)
C	—	—	—	812	19	23,3	29,8	+ 19,5	± 2,341	0,02 (2)
R	390	7	17,9	639	12	18,7	19,1	+ 1,2	± 0,128	0,8
J	—	—	—	630	14	22,2	24,3	+ 6,4	± 0,626	0,5
Q	547	10	18,2	431	12	27,8	32,6	+ 14,4	± 1,319	0,1
I	—	—	—	644	17	26,4	30,5	+ 12,3	± 1,257	0,2
G	457	21	45,9	647	36	55,6	60,4	+ 14,5	± 0,969	0,3
D	—	—	—	690	24	34,7	29,1	— 16,8	+ 1,348	0,1

(1) Différences (2) Significatives (3) Très significatives.

TABLEAU 3

Rayons gamma. Analyse des fréquences de mutation obtenues

Mutants	Plantes homozygotes			Plantes hétérozygotes			Calculé (H) × 10^{-3} (voir formule (2)	Différence × 10^{-1} voir formule (1)	Valeurs de « t »	Probabilité (P) (1)
	Feuilles examinées	Secteurs trouvés	(D) Fréquence secteurs feuille (1) 10^{-3}	Feuilles examinées	Secteurs trouvés	(Het) Fréquence Secteurs feuille (2) 10^{-3}				
Trebi....	424	48	113,2	719	85	118,2	120,7	+ 7,5	± 0,345	0,7
Colsess ..	445	49	110,1	721	130	180,3	215,4	+ 105,3	± 4,368	0,01 (2)
Nigrate .	448	28	62,5	605	41	67,7	70,3	+ 7,8	± 0,452	0,6
A	365	43	117,8	406	48	118,2	118,4	+ 0,6	± 0,025	0,9
C	—	—	—	582	65	111,7	108,6	— 9,2	± 0,398	0,6
F	399	40	100,2	607	66	108,7	112,9	+ 12,7	± 0,582	0,5
R	—	—	—	597	75	125,6	138,3	+ 38,1	± 1,667	0,05
Q	432	44	101,8	663	70	105,5	107,3	+ 5,5	± 0,266	0,7
G	—	—	—	509	55	108,0	111,1	+ 9,3	± 0,414	0,6
J	444	53	119,3	506	74	146,2	159,6	+ 40,3	± 1,635	0,1
P	3	—	—	722	81	112,2	108,6	— 10,7	± 0,502	0,6

(1) Différences (2) Significatives (3) Très significatives

TABLEAU 4

Résumé des traitements réalisés et des réactions trouvées

Mutants ↓ Traitement →	Méthane sulfonate d'éthyle	Ypérite	Rayons gamma
Trebi I	X	X	X
Colsess V	X	—	X (2)
Nigrate	—	—	X
A	—	—	X
C	X	X (1)	X
D	X	X	—
F	—	—	X
G	X	X	X
I	—	X	—
J	X	X	X
N	X	—	—
O	X	—	—
P	X (2)	X (2)	X
Q	—	X	X
R	—	X	X

X Traité ;
— Non traité ;
(1) Différence significative ;
(2) Différence très significative.

plantes homozygotes et hétérozygotes. Pour les raisons déjà exposées plus haut, la variance concernant les plantes hétérozygotes a été calculée en prenant les deux tiers du nombre de feuilles examinées. En examinant les trois tableaux, on constate que les différences observées ne sont significatives que dans quatre cas. Il s'agit du traitement de *Colsess V* par les rayonnements gamma, du traitement de la lignée C par l'ypérite et enfin, des deux traitements de la lignée P par le MSE et l'ypérite.

Pour faciliter la comparaison des résultats obtenus, les données ont été rassemblées d'une façon plus synthétique dans le tableau 4.

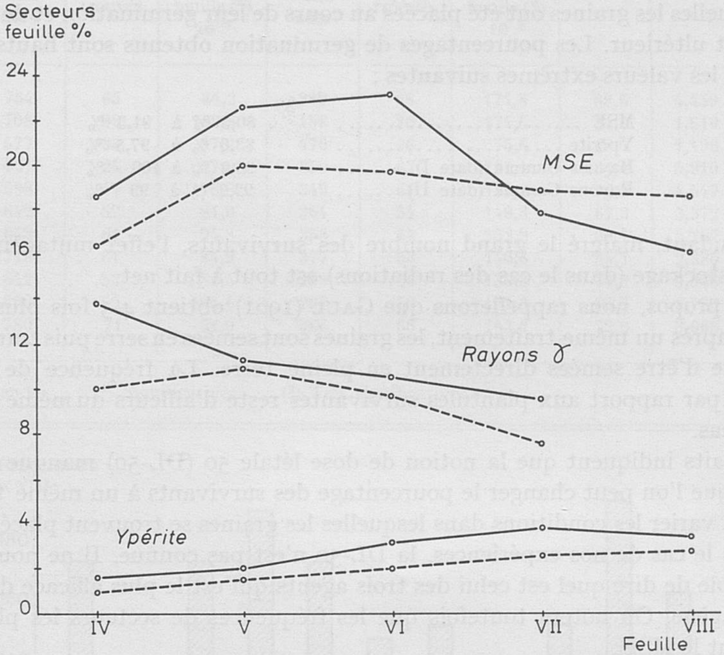


FIG. 1. — *Pourcentage de secteurs par feuille (quatrième à huitième feuille) dans les trois types de traitements*
........ Homozygotes
——— Hétérozygotes

Il nous parait intéressant de souligner certaines différences qui existent entre nos résultats et ceux présentés par FAVRET dans son travail. Par exemple, Trebi I, qui donnait des réactions positives dans tous les traitements appliqués par FAVRET, ne montre pas de différences significatives entre plantes homozygotes et hétérozygotes dans notre cas. Toutefois, les traitements avec le MSE (qui avaient un effet positif sur Trebi I) ont été faits dans des conditions très différentes. Au surplus, la concentration que nous avons employée a été très élevée ce qui peut avoir eu pour effet de masquer les différences, étant donné que l'on arrive pratiquement à la limite supérieure du pouvoir résolutif.

Dans la figure 1, nous avons indiqué graphiquement le pourcentage de secteurs par feuille observés de la quatrième à la huitième feuille. Pour les trois agents mutagènes employés, les courbes indiquent qu'il n'existe pas de différence appréciable entre les diverses feuilles. La diminution observée pour les rayons gamma et le MSE (qui

donnent les pourcentages les plus élevés) résulte simplement de la technique employée, décrite ci-dessus. Quand il s'agit de fréquences élevées, cette technique peut entrainer l'annulation de secteurs authentiquement « nouveaux » (résultant de mutations indépendantes) dans la série des feuilles d'une même plante.

La létalité

La létalité causée par les traitements est en général très basse, ce que l'on pourrait attribuer aux conditions optimales de température, humidité, lumière, nutrition, dans lesquelles les graines ont été placées au cours de leur germination et de leur développement ultérieur. Les pourcentages de germination obtenus sont hauts et oscillent entre les valeurs extrêmes suivantes :

MSE	80,5 % à 91,5 %
Ypérite	83,0 % à 97,5 %
Rayons Gamma (date I).........	95,0 % à 100 %
Rayons Gamma (date II)	92,9 % à 99 %

Cependant, malgré le grand nombre des survivants, l'effet mutagène ainsi que l'effet de stockage (dans le cas des radiations) est tout à fait net.

A ce propos, nous rappellerons que Gaul (1961) obtient 4-5 fois plus de survivants si, après un même traitement, les graines sont semées en serre puis transplantées plutôt que d'être semées directement en pleine terre. La fréquence de mutation exprimée par rapport aux plantules survivantes reste d'ailleurs du même ordre dans les deux cas.

Ces faits indiquent que la notion de dose létale 50 (DL-50) manque parfois de sens puisque l'on peut changer le pourcentage des survivants à un même traitement en faisant varier les conditions dans lesquelles les graines se trouvent placées ensuite.

Dans le cas de nos expériences, la DL-50 n'est pas connue. Il ne nous est donc pas possible de dire quel est celui des trois agents qui est le plus efficace du point de vue mutagène. On notera toutefois que les fréquences de secteurs les plus élevées concernant le MSE.

L'effet de stockage

Nous avons déjà signalé précédemment que les graines irradiées par les rayons gamma avaient été séparées en deux lots qui furent semés avec un décalage de 25 jours (date I et II).

Dans le tableau 3, ce sont les résultats globaux qui sont indiqués (Date I + Date II) pour les plantes homozygotes et hétérozygotes. Il est parfaitement légitime de procéder de cette façon puisque les homozygotes et les hétérozygotes ont été soumis aux mêmes conditions et qu'il est donc possible de les comparer. Au surplus, nous nous sommes assurés qu'une différence non significative pour le semis à la date I, ne l'était pas non plus pour le semis à la date II.

Par contre, on observe une remarquable augmentation du nombre des secteurs mutants lorsque l'on compare chaque type semé à la date II avec son homologue semé à la date I.

Rappelons que Gustafsson (1947) avait déjà noté un accroissement notable du nombre des mutations induites chez certaines espèces du genre *Brassica* quand les graines irradiées par les rayons X sont conservées pendant un an avant le semis. Plus

TABLEAU 5

L'effet de stockage.

Différentes fréquences de mutation obtenues selon les dates de semis

Mutants	Date (I) (Homozygotes + Hétérozygotes)			Date (II) (Homozygotes + Hétérozygotes)			Diffé-rence II — I × 10^{-3}	Valeurs de « t »	Probabi-lité (P) (1)
	Feuilles exami-nées	Secteurs trouvés	Fréquence secteurs/feuille (*) 10^{-3}	Feuilles exami-nées	Secteurs trouvés	Fréquence secteurs/feuille (*) 10^{-3}			
Trebi ...	754	65	86,2	389	68	174,8	88,6	4,459	< 0,01 (2)
Colsess ..	708	99	139,8	458	80	174,6	34,8	1,619	> 0,1
Nigrate..	577	33	57,2	476	36	75,6	18,4	1,196	> 0,2
A	421	24	57,0	350	67	191,4	134,4	5,910	< 0,01 (2)
C	598	47	78,6	349	61	174,8	96,2	4,547	< 0,01 (2)
F	642	52	81,0	364	54	148,3	67,3	3,372	< 0,01 (2)
R	643	61	94,8	353	54	152,9	58,1	2,767	< 0,01 (2)
Q	718	61	84,9	377	53	140,6	55,7	2,880	< 0,01 (2)
G	642	53	82,5	299	46	153,8	71,3	3,346	< 0,01 (2)
J	653	69	105,6	297	58	195,3	89,7	3,789	< 0,01 (2)
P	780	71	91,0	386	63	163,2	72,2	3,666	< 0,01 (2)

(*) Différences (1) Significatives (2) Très significatives.

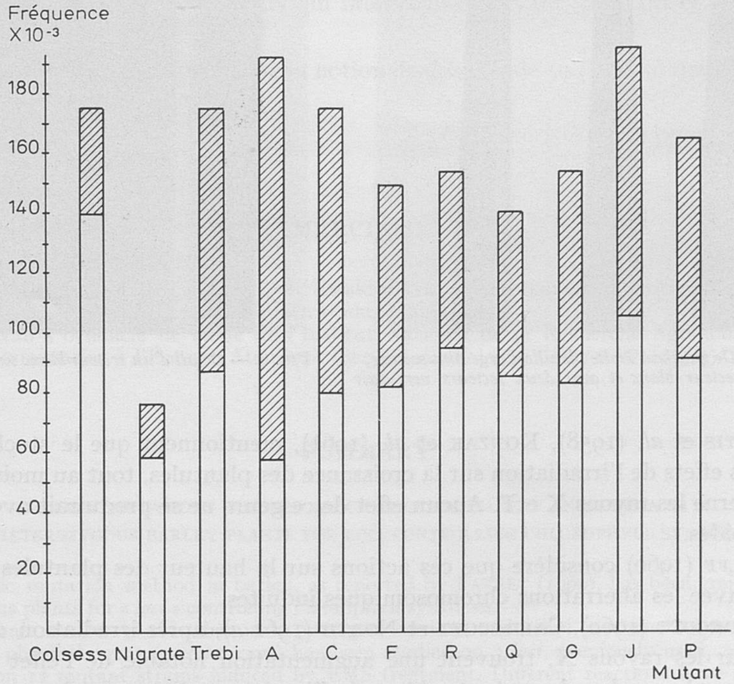


FIG. 2. — *Rayons Gamma (deux dates de semis). Fréquences de mutation par lignée mutante*
Comptages Date I Comptages Date II Différences Date II — Date I

récemment, plusieurs auteurs travaillant sur l'orge ont trouvé qu'il existait un effet de stockage des graines préalablement irradiées. C'est ainsi que CALDECOTT (1958) a signalé qu'il se produisait, lors du stockage, une augmentation parallèle des mutations et des aberrations chromosomiques quelles que soient la teneur en eau de la graine et la dose de radiation appliquée. Par contre, ADAMS et NILAN (1958), prétendent que seul le nombre des aberrations chromosomiques augmente au cours du stockage, le taux de mutations géniques étant inaffecté.

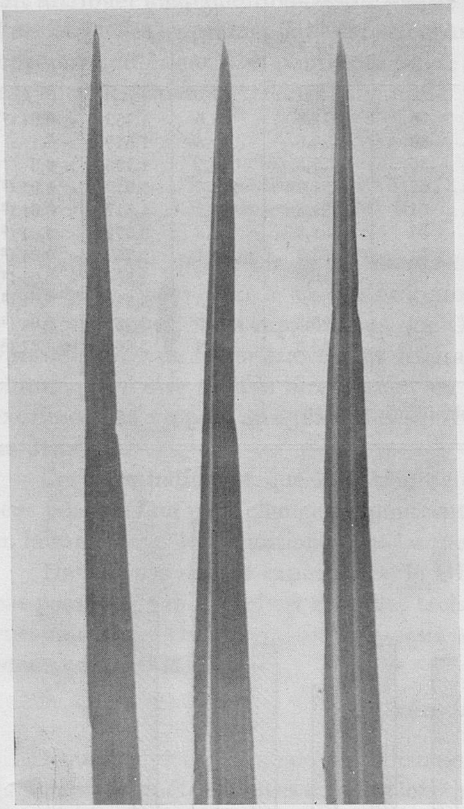


FIG. 3. — *De gauche à droite : feuille d'orge sans secteur, avec un secteur blanc et avec deux secteurs vert clair*

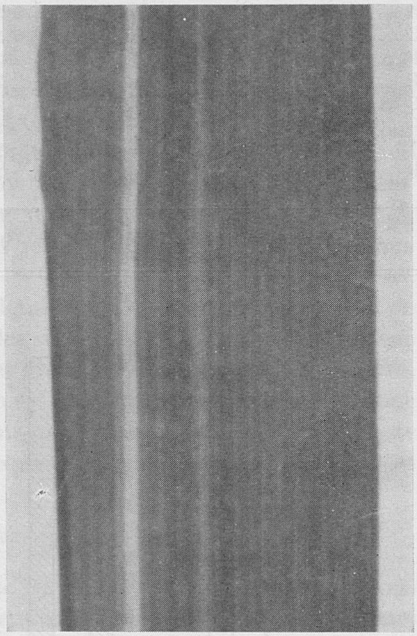


FIG. 4. — *Détail d'un secteur blanc sur une feuille*

CURTIS et *al.* (1958), KONZAK et *al.* (1961), mentionnent que le stockage augmente les effets de l'irradiation sur la croissance des plantules, tout au moins pour ce qui concerne les rayons X et Υ. Aucun effet de ce genre ne se produirait avec les neutrons rapides.

WOLFF (1960) considère que ces actions sur la hauteur des plantules sont sans rapport avec les aberrations chromosomiques induites.

CALDECOTT (1960), CALDECOTT et NORTH (1961 *a*), après irradiation de graines d'orge par les rayons X, trouvent une augmentation notable de l'effet mutagène (mesuré par le nombre de mutants chlorophylliens) à condition que les graines aient été stockées pendant huit jours dans une atmosphère d'azote après l'irradiation.

Aucune augmentation n'est détectable si l'on utilise de l'oxygène au lieu d'azote.

Cependant BIANCHI (1960 *b*), en stockant des grains de maïs irradiés par les rayons X et les neutrons thermiques, ne trouve pas d'effet en employant un système de mutation somatique comparable au nôtre (secteurs « yellow-green » sur feuilles).

En ce qui concerne nos expériences, le tableau 5 indique, pour les onze mutants étudiés, l'importance de cet effet de stockage. On a groupé les résultats obtenus avec les homozygotes et les hétérozygotes. L'analyse statistique des différences entre les dates II et I indique un effet très significatif dans tous les cas sauf deux. La figure 2 montre ces différences graphiquement ; elles sont toutes positives, sans exception.

On voit avec quelle facilité l'effet de stockage peut être mis en évidence lorsque l'on utilise la technique des mutations somatiques.

CONCLUSIONS

1) Certains des gènes étudiés réagissent positivement avec certains agents mutagènes et négativement avec d'autres. Ceci semble indiquer l'existence d'une sélectivité dans l'action mutagène. De nouvelles recherches sont nécessaires pour en préciser les modalités.

2) Les différences entre nos résultats et ceux obtenus par FAVRET sur les mêmes mutants suggèrent qu'il serait opportun d'étudier de façon plus approfondie les facteurs qui interviennent dans le processus de la mutagenèse.

3) L'effet de stockage que nous avons mis en évidence pour les irradiations gamma confirme l'importance des facteurs qui interviennent avant, pendant et après l'irradiation du matériel génétique.

4) Nos résultats indiquent que la notion de dose létale 50 (DL-50) doit être reconsidérée.

Reçu pour publication en juillet 1963.

REMERCIEMENTS

L'un de nous (G. S. R.) remercie M. Ewald FAVRET, directeur de l'Instituto de Fitotecnia (Castelar, Argentine) pour l'aide qu'il a bien voulu lui apporter.

Ce travail a bénéficié de l'aide de l'Institut National de la Recherche Agronomique et de celle du Commissariat à l'Énergie Atomique (Service de Biologie, Contrat n° 4253/2).

SUMMARY

SOMATIC MUTATIONS INDUCED BY CHEMICAL MUTAGENS AND GAMMA RAYS

IN HETEROZYGOUS BARLEY PLANTS FOR LOCI CONTROLLING CHLOROPHYLL SYNTHESIS.

Somatic mutation method in barley, as reported by FAVRET (1960), has been employed with heterezygous plants for « *loci* » controlling chlorophyll synthesis.

Mutagenic action of two chemicals (nitrogen mustard and ethyl methane sulphonate EMS) and of one physical agent (gamma rays) has been studied on 3 *loci*, previously used, and for the first time on 12 mutant strains induced by EMS treatment. Different reactions have been found according to the *locus* and the mutagenic agent which has been employed.

A significant increase in the number of mutant sectors has been found after storage of seeds irradiated with gamma rays.

Results show that the strict idea of lethal dose 50 (DL-50) for the calculation of concentrations and times of exposure in induction of mutations could be reexamined, in relation with environmental conditions of development of the treated seed.

ZUSAMMENFASSUNG

SOMATISCHE MUTATIONEN DIE BEI HETEROZYGOTEN GERSTENPFLÄNZLINGEN MITTELS CHEMISCHER MUTAGENER WIRKSTOFFE UND GAMMASTRAHLEN IN HINBLICK AUF EINE ERBVERÄNDERUNG DES CHLOROPHYLLS INDUZIERT WURDEN

Wir haben die Tecnik der Induktion somatischer Mutationen bei heterozygoten Gerstenpflänzlingen angewandt und zwar für die *Loci,* die die Synthese des Chlorophylls beeinflussen. Diese Methode wurde bereits im Jahre 1960 von Favret beschrieben.

Es wurde die Mutation, hervorgerufen durch zwei chemische Substanzen (ein Stickstoffyperit und Ahylmethansulfonat) und einen physikalischen Wirkstoff (Gammastrahlung) auf drei, bereits früher angewandte *Loci* untersucht, und es wurden zum ersten Mal die mutagenen Wirkungen von Athylmethansulfonat bei zwölf Linien studiert. Wir haben je nach dem *Locus* und dem betreffenden mutagenen Ageus verschiedene Wirkungen festgestellt.

Was die Gammastrahlung anbelangt so haben wir bewiesen, dass ein deutlich ausgepragter Speichereffekt besteht.

Aus unseren Ergebnissen geht hervor, dass es für die Bestimmung der optimalen Behandlungsmethoden durch ein mutagenes Ageus zweckmassig ist, sich erneut mit dem Begriff der letalen Dosis 50 (DL-50) zu befassen. Die Berücksichtigung der Bedingungen, denen die Körner nach der Behandlung ausgesetzt sind, scheint von Bedeutung zu sein.

RÉSUMEN

Hemos empleado el método de la mutación somática sobre plantas de cebada heterocigotas para *loci* que intervienen en la regulación de la sìntesis clorofiliana, tal como ha sido descripto por Favret (1960).

La acción mutagénica de dos sustancias quìmicas (una iperita nitrogenada y el metano sulfonato de etilo (MSE) y de un agente fìsico (los rayos gamma) ha sido estudiada sobre 3 *loci,* ya empleados anteriormente y, por primera vez, en 12 lineas mutantes obtenidas por el mismo MSE. Hemos encontrado reacciones diferentes según el *locus* y el agente de que se trata.

Con el empleo de los rayos gamma, hemos demostrado el efecto del almacenamiento (« storage ») de las semillas irradiadas, sobre el aumento de los sectores mutantes aparecidos.

Los resultados obtenidos demuestran que la noción estricta de la dosis letal 50 (DL 50) para el cálculo de concentrationes y tiempos de exposición en la inducción de mutaciones podrìa ser revisada, teniendo en cuenta las condiciones ambientales que rodean durante su crimiento a la semilla irradiada.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Adams J. D., Nilan R. A., 1958. After-effects of ionizing radiation in barley. II — Modification by storage of X-irradiated seeds in different concentrations of oxigen. *Radiation Research,* **8**, 111-122.

Bianchi A., 1960 *a*. Chromatin components and mutation rate in maize seedlings. *Atti Assoc. Genet. Ital.,* **5**, 129-36.

Bianchi A., 1960 *b*. Genetic damage in seeds of maize treated with X-rays and with neutrons under different physiological conditions. *Atti Assoc. Genet. Ital.,* **5**, 137-48.

Bianchi A., Contin M., 1961 *a*. Changes in radiomutability of maize seeds with various moisture content. *Genetics,* **46**, 851-52.

BIANCHI A., CONTIN M., 1961 *b*. The use of interchanges involving A and B chromosomes in studying artificial mutagenesis in maize. *Symposium on the effects of ionizing radiations on seeds,* Karlsruhe. IAEA-FAO-Vienna I, Austria, 359-369.

CALDECOTT R. S., 1958. Post irradiation modification of injury in barley. Its basic and applied significance. *Proc. 2nd. Int. Conf. on the Peaceful Uses of Atomic Energy,* Geneva, **27**, 260-69.

CALDECOTT R. S., 1961. Seedling height, oxigen availability, storage and temperature : their relation to radiation-induced genetic and seedling injury in barley. *Symposium on the of effects ionizing radiations on seeds,* Karlsruhe. IAEA-FAO, Vienna I, Austria, 3-24.

CALDECOTT R. S., NORTH D. T., 1961. Factors modifying the radio-sensitivity of seeds and the theoretical significance of the acute irradiation of successive generations. *Mutation and Plant Breeding,* Nat. Acad. Sci. (U.S.A.) Nat. Res. Council, Publ. 891, 365-404.

CUANY R. L., MORAN VAL C. A., 1962. Somatic mutation response of the dicotyledonous shoot at different growth stages. Abstracts of papers, *2nd. Int. Congress Rad. Research,* England 200.

CURTIS H. J., DELIHAS N., CALDECOTT R. S., KONZAK C. F, 1958. Modification of radiation damage in dormant seeds by storage. *Radiation Research,* **8**, 526-534.

EHRENBERG L., GUSTAFSSON A., LUNDQVIST U., 1961. Viable mutants induced in barley by ionizing radiations and chemical mutagens. *Hereditas,* **47**, 243-282.

FAVRET E. A., 1960. Somatic mutations of four genes for albinism in barley induced by X-rays and ethyl methane-sulphonate. *Hereditas,* **46** ; 622-634.

FAVRET E. A., 1962. Contributions of radio-genetics to plant breeding. *Intern. J. Applied Radiation and Isotopes* (sous presse).

GAUL H., 1961. Studies on diplontic selection after X-irradiation of barley seeds. *Symposium on the effect of Ionizing Radiations on Seeds,* Karlsruhe, IAEA-FAO, Vienna I, Austria, 117-138.

GUSTAFSSON A., 1947. Mutations in agricultural plants. *Hereditas,* **33**, 1-100.

HEINER R. E., KONZAK C. F., NILAN R. A., LEGAULT R. R., 1960. Diverse ratios of mutations to chromosome aberrations in barley treated with diethyl sulfate and gamma rays. *Proc. Nat. Acad. Sci.* (U.S.A.), **46**, 1215-1221.

HESLOT H., 1959. Ethyl methane sulphonate : a powerfull mutagenic agent for cultivated plants. *Wheat Information Service,* 9-10, 16.

HESLOT H., 1960 *a*. Action d'agents chimiques mutagènes sur quelques plantes cultivées. *Abhandl. Deutsch. Akad. Wiss. Berlin,* **1**, 106-108.

HESLOT H., 1960 *b*. Induction de mutation ches lez plantes cultivées. Recherches effectuées par quelques agronomes français. *Genetica Agraria,* **13**, 79-112.

HESLOT H., 1961. L'induction expérimentale de mutations chez les plantes cultivées. *C. R. Acad. Agric. France,* **47**, 694-701.

HESLOT H., FERRARY R., LEVY R., MONARD Ch., 1959. Recherches sur les substances mutagènes (halogéno-2 éthyle) aminés, dérivés oxygénés du sulfure de bis- (chloro-2 éthyle), esters sulfoniques et sulfuriques. *C. A. Acad.* (France), **248**, 729-732.

KONZAK C. F., NILAN R. A., HARLE J. R., HEINER R. E., 1961. Control of factors affecting the response of plants to mutagens. *Brookhaven Symposia in Biology,* 14-Fundamental aspects of radiosensitivity, Brook· Nat. Lab. Washington, 128-157.

KOO F. K. S., 1958. Induction of somatic mutations in a balanced lethal barley stocks by X-rays. *Proc. 10th. International Congress Genetics,* Montreal, **2**, 150-151.

LATTERELL R. L., STEFFENSEN D. M., 1962. Changes in sensitivity of maize chromosomes to X-rays. during seed germination. *Amer. J. Bot.* **49**, 472-478.

LUNDQVIST U., von WETTSTEIN D., 1962. Induction of eceriferum mutants in barley by ionizing radiations and chemical mutagens. *Hereditas,* **48**, 342-362.

MATSUO T., ONOZAWA Y., 1961. (Studies on the induction of mutation in rice by radiation and chemicals. II. Induction of mutation by neutrons, X-rays and diepoxybutane) (Japanese). Ikushugaku Zasshi. *Jap. J. Breeding,* **11**, 295-299. (In Plant Breed. Absta, **32**, n° 3380.

NILAN R. A., KONZAK C. F., 1961. Increasing the efficiency of mutation induction. *Mutation and Plant Breeding,* Nat. Acad. Sci. (U.S.A.) Nat. Res. Council, Publ. 891, 437-460.

RÖBBELEN G., 1962. Wirkungsvergleich zwischen Äthylmethansulfonat und Röntgenstrahlen in mutationsversuch mit *Arabidopsis thaliana. Naturwissenschaften,* **49**, 65.

RODRIGUEZ A. A., FAVRET E. A., 1962. Efecto combinado de la formaldehida y de los rayos X en la induccion de mutaciones somaticas en cebada. *Rev. Invest. Agric.,* **16**, 33-35.

SCARASCIA G. T., AVANZI S., BOZZINI A., CERVIGNI T., d'AMATO F., DOMINI B., GIACOMELLI M., 1961. Effects of radiations and chemical mutagens in durum and bread wheats. *Symposium on the effects of ionizing radiations on seeds,* Karlsruhe. IAEA-FAO, Vienna I, Austria, 387-417.

SPARROW A. H., POND V., 1956. Some cytogenetic and morphogenetic effects of ionizing radiations on plants. *Conf. of Radioactive Isotopes in Agriculture,* USAEC. Mich. Sta. Univ. (U.S.A.).

SPARROW A. H., CUANY R. L., MIKSCHE J. P., SCHAIER L. A., 1961. Some factors affecting the responses of plants to acute and chronic radiation exposures. *Rad. Bot.,* **1**, 10-34.

STEIN O. L., STEFFENSEN D. M., 1959 *a*. Radiation-induced genetic markers in the study of leaf-growth in *Zea. Amer. J. Bot.,* **4**, 485-488.

STEIN O. L., STEFFENSEN D. M., 1959 *b*. The activity of X-rayed apical meristems : a genetic and morphogenetic analysis in *Zea mays*. *Zeitschr. f. Vererbungslehre*, **90**, 483-502.

WOLFF S., 1960. Post-irradiation storage and the growth of barley seedlings (Abstract). *Radiation Research* **12**, 484.

ZACHARIAS M., EHRENBERG L., 1962. Induction of leaf spots in leguminous plants by nucleotoxic agents. I. *Hereditas*, **48**, 284-306.

ZOZ N. N., 1962. (Cytogenetic and physiological effect of ethyleneimine and γ rays on wheat seeds). (Russian). *Dokl. Akad. Nauk. SSSR* (Proc. Acad. Sci. USSR), **136**, 712-713. In : Plant Breed. Abst., **32**, N° 87.

Ann. Amélior. Plantes, 1963, **13** (4), 307-400.

GÉNÉTIQUE DES TÉTRAPLOIDES ET AMÉLIORATION DES PLANTES (1)

Y. DEMARLY

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, Lusignan (Vienne)

PLAN

I. — Aspect schématique de la méiose chez les tétraploïdes

II. — Progrès vers l'homozygotie d'un individu tétraploïde qui se reproduit en autofécondation stricte

III. — Comportement des tétraploïdes en panmixie

IV. — Aspect de l'évolution de l'état hétérozygote au cours des générations de multiplication d'une espèce allogame tétraploïde

V. — Étude de la structure d'ensemble du génome

VI. — La vigueur des hybrides

VII. — Quelques aspects de l'application des résultats de la génétique des populations a l'amélioration de la luzerne

Conclusion

INTRODUCTION

I. — Un des principes de base de la génétique repose sur la continuité des nombres et des formes chromosomiques. On peut même constater qu'actuellement l'étude de la morphologie des chromosomes constitue un des meilleurs critères dans l'analyse des espèces. Chaque groupe biologique possède, en effet, un nombre chromosomique haploïde caractéristique, qui peut être considéré comme celui de l'ancêtre commun du genre et qui est d'ailleurs appelé le nombre basal.

(1) Ce travail a fait l'objet d'une thèse de Doctorat ès Sciences naturelles soutenue à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris en novembre 1963.

De nombreuses études ont montré qu'à partir de ce nombre basal se produisaient des variations numériques : on observe, par exemple, des raccordements de chromosomes télocentriques qui aboutissent à des formes en V médiocentriques, ou des disparitions d'un chromosome, corrélatives d'une translocation de l'élément disparu à l'extrémité d'une autre paire qui s'allonge donc de la longueur correspondante. L'utilisation d'agents physiques a d'ailleurs montré que ces remaniements étaient artificiellement réalisables et, actuellement, les dissections suivies de reconstitutions de nouveaux chromosomes sont des techniques classiquement utilisées. (Les travaux de SEARS sont probablement dans ce domaine les plus spectaculaires.)

Indépendamment de ces remaniements, toutes les cellules des êtres vivants possèdent un nombre de chromosomes qui correspond à ce nombre basal ou à l'un de ses multiples. Chez les diploïdes, par exemple ce nombre est multiplié par deux. Dans le règne végétal, il est fréquent qu'on trouve le nombre basal multiplié par 4, 6, 8... formant ainsi des séries polyploïdes. Les polyploïdes impairs, $3x$, $5x$, etc. existent aussi mais beaucoup plus rarement, d'ailleurs leur méiose est irrégulière et bien souvent on se trouve en présence de cas de stérilité.

L'apparition d'une polyploïdie résultant d'anomalies de la division cellulaire est fréquemment produite par des traumatismes (blessures mécaniques, action du froid, attaques parasitaires, modification du régime de nutrition...). On la provoque artificiellement par la colchicine. Les meilleures techniques d'utilisation de cet alcaloïde permettent d'obtenir la proportion de 10 à 50 p. 100 de polyploïdes (ce chiffre varie évidemment beaucoup avec les espèces traitées).

La garniture chromosomique d'un individu constitue le génome, c'est-à-dire l'ensemble du matériel transmis héréditairement.

On distingue, avec juste raison, deux types très différents de polyploïdes : les allopolyploïdes et les autopolyploïdes.

Les végétaux allopolyploïdes, sont constitués comme l'indique ce terme, par la juxtaposition de plusieurs génomes qui ne sont pas absolument identiques. Dans les noyaux des allopolyploïdes, il n'y a pas, sur le plan mécanique, de relations d'affinité à la méiose entre les chromosomes de génomes différents. Tout se passe comme si chaque groupe associé : $2x$, $2x'$, $2x''$ etc. (même si x, x' et x'' ont la même valeur) développait la mécanique de sa division comme un simple diploïde. Sans entrer dans l'énumération de tous les allopolyploïdes connus, on ne peut manquer de citer, comme exemple d'une telle structure, nos blés cultivés, synthèses du génome A (génome du type *Triticum monococcum*, *T. aegilopoides*...), du génome B (la synthèse AB donnant les *Triticum durum* et *T. dicoccum*), du génome D (la formule ABD correspondant à celle de nos blés tendres allohexaploïdes). Sur le plan physiologique par contre, chacun des génomes d'un allopolyploïde, coopère à la réalisation du phénotype : il est bien connu que la mutation à un locus est, chez les plantes de cette constitution, pratiquement impossible à mettre en évidence. Il est, d'autre part très significatif de constater que la perte d'un ou plusieurs chromosomes (mono et nullisomiques) est parfaitement tolérée par les allopolyploïdes. Tout ceci simplement, pour montrer que les différents génomes agissent conjointement, coopèrent et se remplacent.

Chez les autopolyploïdes, c'est au contraire, le même génome qui est répété un certain nombre de fois. On trouve donc ici des loci homologues multiples, des possibilités d'appariements multivalentes, ce qui entraîne tout un processus de déroulement de la méiose assez particulier.

Sur le plan de la physiologie, ces polyploïdes ne sont pas enrichis dans leur fonctionnement par rapport aux diploïdes. On peut, cependant, constater que le rapport nucléo plasmique varie avec le degré de polyploïdie. A certains niveaux de ce rapport les processus du métabolisme sont peut-être mieux harmonisés : on remarque par exemple qu'une tomate diploïde est tuée en deux heures par un froid de — 1°C alors que sa forme tétraploïde résiste 10 heures à — 5°C. On peut aussi penser (voir chapitre VI) que cette multiplicité des loci chez l'autopolyploïde entraîne chez une plante un plus grand éventail d'allèles homologues et permet donc des possibilités biochimiques plus larges.

Ces deux structures auto et allopolyploïdes constituent des types extrêmes. On rencontre, en fait, tous les cas intermédiaires. On peut facilement concevoir qu'au cours des différenciations spécifiques, se soient individualisées des juxtapositions de génomes, comprenant des parties parfaitement homologues et d'autres parties suffisamment divergentes pour qu'il n'y ait plus allosyndèse : ces formes intermédiaires sont appelées allopolyploïdes segmentaires. Il est d'ailleurs assez probable que l'évolution d'un autopolyploïde se fasse vers une allopolyploïdie partielle. En effet, des remaniements mineurs peuvent finir par s'accumuler sur une paire d'un des génomes homologues, entraînant l'individualisation de cette paire au moment des méioses. A partir d'un tel événement cette paire aura son évolution génétique propre indépendante de celle des $2n - 2$ autres chromosomes.

Pour la plupart des plantes il est très difficile par l'observation cytologique, de faire la part entre une autopolyploïdie totale ou partielle.

II. — La polyploïdie tient une grande place dans le règne végétal. D'après CUENOT, plus de la moitié des espèces actuelles sont des polyploïdes. Ce chiffres qui surprend au premier abord semble cependant refléter sensiblement la réalité. Un relevé de G. A. MALLIGNAN sur les plantes adventices au Canada nous donne, pour 151 espèces analysées, 54 p. 100 de diploïdes et 46 p. 100 de polyploïdes. Il est d'ailleurs probable, comme le montre cette étude, que la fréquence des espèces polyploïdes est plus élevée chez les plantes pérennes. Les données recueillies sont les suivantes :

Adventices annuelles, 39 p. 100 de polyploïdes
Adventices bisannuelles, 33 p. 100 de polyploïdes
Adventices pérennes, 55 p. 100 de polyploïdes.

Bien que ces proportions soient déjà très élevées chez les espèces sauvages il semble que la polyploïdie se rencontre surtout chez les plantes cultivées. On constate que les formes diploïdes se maintiennent assez souvent sur les lieux d'origine ou les foyers de diversification de l'espèce. Ce sont les formes polyploïdes améliorées qui se sont largement répandues. Il serait fastidieux de faire ici une liste des plantes naturellement polyploïdes, nous renvoyons à l'Atlas chromosomique de DARLINGTON qui fait le point de tous les dénombrements chromosomiques chez les végétaux. On constate, d'une manière générale, que les polyploïdes d'ordre pair (artioploïdes : $4x$, $6x$, $8x$...) sont généralement fertiles, alors que les multiples impairs (périssoploïdes) ne subsistent pour la plupart que par multiplication végétative : par exemple chez les *Rubus* où le nombre de base $x = 7$, les formes à 14, 28 et 42 chromosomes sont fertiles, les formes à 21, 35 et 49 au contraire sont très fortement stériles.

III. — L'importance du phénomène de la polyploïdie naturelle chez les végétaux justifierait à elle seule une étude du comportement génétique des polyploïdes.

Il semble que depuis quelques années cet intérêt rebondisse à la suite d'une extension de plus en plus marquée des variétés rendues artificiellement polyploïdes par traitement à la colchicine. On utilise déjà dans le domaine pratique des autopolyploïdes artificiels : citons entre autre un seigle tétraploïde suédois (G. WEIBULL), un autre seigle tétraploïde d'origine allemande serait cultivé au Canada, les betteraves à sucre triploïdes et tétraploïdes sont actuellement très recherchées, un navet suédois tétraploïde donne 15 à 20 p. 100 de plus que les autres variétés, chez les plantes fourragères il faut citer des rays-grass tétraploïdes très intéressants, des trèfles violets et trèfles hybrides qui ont une bonne production fourragère mais dont le rendement en graine médiocre rend la multiplication commerciale difficilement rentable, chez la vigne quelques types tétraploïdes sont cultivés au Japon... Nous ne passerons pas en revue les plantes maraîchères et surtout les innombrables espèces florales que les sélectionneurs ont améliorées par doublement chromosomique.

L'évolution des techniques cytologiques qui permettent des comptages rapides est responsable de cette prise de conscience de l'ampleur de la polyploïdie végétale.

IV. — L'amélioration de qualités esthétiques, industrielles, ou agronomiques chez des espèces ayant cette structure devait donc se faire à la lumière de connaissances sur le comportement génétique de ces plantes. C'est pourquoi, nous avons été conduits à envisager l'étude des réactions des populations d'individus tétraploïdes lorsqu'on leur imposait un système de reproduction bien défini. En effet les méthodes d'amélioration d'espèces végétales, bien que très différentes selon qu'il s'agit de plantes allogames ou de plantes autogames, sont souvent caractérisées par une modification artificielle, brutale mais temporaire, du système de reproduction. Par exemple, dans le cas d'une espèce allogame, l'hétérogénéité des populations naturelles impose au départ un travail d'homogénéisation génétique qui nécessite une période de croisements consanguins. Dans le cas d'une plante autogame, on recherche au contraire, par des hybridations entre lignées pures, l'obtention de combinaisons géniques intéressantes entraînant des transgressions ou conditionnant des résistances aux agents parasitaires.

Pour l'un ou l'autre de ces deux cas, on doit très vite revenir aux systèmes naturels de reproduction : chez les plantes allogames, un rétablissement de la fécondation croisée semble indispensable au retour à l'état hybride corrélatif de la vigueur, chez les plantes autogames, c'est la biologie florale (castration obligatoire par exemple) qui nécessite un retour à l'autogamie.

Cet ensemble de problèmes justifie donc les grandes lignes de travail que nous avons été amené à suivre.

Après une étude, volontairement schématique, des particularités de la méiose chez les polyploïdes (chapitre I) les points successifs suivants seront envisagés :

Chapitre II : Progrès vers l'homozygotie d'un individu tétraploïde qui se reproduit en autofécondation stricte. Nous insisterons sur l'importance du choix du génotype de départ, sur l'influence de la position du locus et sur la lenteur de l'évolution des structures tétraploïdes.

Le chapitre III concernera le comportement d'une population tétraploïde qui se reproduit en panmixie. Les résultats obtenus par HALDANE peuvent être généralisés en tenant compte de la position du locus sur le chromosome et en s'attachant surtout à la recherche des vitesses de réalisation d'un équilibre.

On essaiera ensuite d'étendre les résultats obtenus à l'étude du comportement de zones chromosomiques et non plus au cas d'un seul locus (chapitre IV). Cette analyse fait appel à la théorie des jonctions proposée par sir R. A. FISHER.

Dans le même esprit, le chapitre V sera une étude de l'évolution d'ensemble de l'hétérozygotie dans une population en panmixie.

Le rapprochement entre l'état hétérozygote et la vigueur hybride sera exposé dans le chapitre VI. Après un rappel des possibilités actuelles d'interprétation de la vigueur hybride, nous verrons comment les tétraploïdes peuvent apporter des résultats complémentaires sur ce sujet.

Enfin dans le chapitre VII, l'application des résultats à l'amélioration des luzernes est envisagée. Une première série de données expérimentales vient confirmer les conclusions qui avaient été obtenues dans les chapitres précédents.

CHAPITRE PREMIER

ASPECT SCHÉMATIQUE DE LA MÉIOSE CHEZ LES TÉTRAPLOÏDES

Tout travail de génétique des tétraploïdes s'appuie sur les disjonctions observées à la suite de croisements ou d'autofécondation.

Pour un système de reproduction défini, ces disjonctions sont conditionnées par le mécanisme de la méiose, mécanisme qui se révèle assez complexe chez les individus tétraploïdes.

Il importe donc, au début de ce travail, de rappeler d'une manière schématique les différents stades de cette méiose, et surtout de bien définir le sens et les limites de variations des paramètres classiquement utilisés.

I. — La méiose des tétraploïdes

I) Aspects caractéristiques

La méiose d'un organisme tétraploïde ne diffère pas essentiellement de celle d'un organisme diploïde.

Deux aspects de la division réductionnelle qui prennent cependant chez les tétraploïdes une importance fondamentale peuvent être caractérisés de la manière suivante

— Pendant la prophase, le chromosome se comporte comme une suite d'éléments ponctuels actifs reliés mécaniquement.

— Après la prophase, par contre, le centromère joue un rôle prépondérant en entraînant dans son mouvement les éléments chromatiques qui lui sont attachés.

Par suite de ces caractéristiques mécaniques des chromosomes, la méiose d'un individu tétraploïde comporte certaines figures particulières :

— L'attraction entre un chromomère et ses trois homologues au début du zygotène entraîne une compétition entre les quatre chromosomes pour l'appariement. Ce pouvoir d'attraction est annulé dès qu'une paire s'est formée. On conçoit donc que sur l'ensemble de la longueur d'un chromosome, on puisse trouver à ce stade des groupes de chromomères appariés successivement à l'un puis à l'autre des trois chromosomes homologues.

Il se forme ainsi des configurations comportant 2 (bivalents), 3 (trivalents) ou 4 (tétravalents) chromosomes.

Cette association dépend de la longueur des chromosomes, de leurs positions relatives lorsqu'ils se sont individualisés au leptotène, et probablement du volume du noyau.

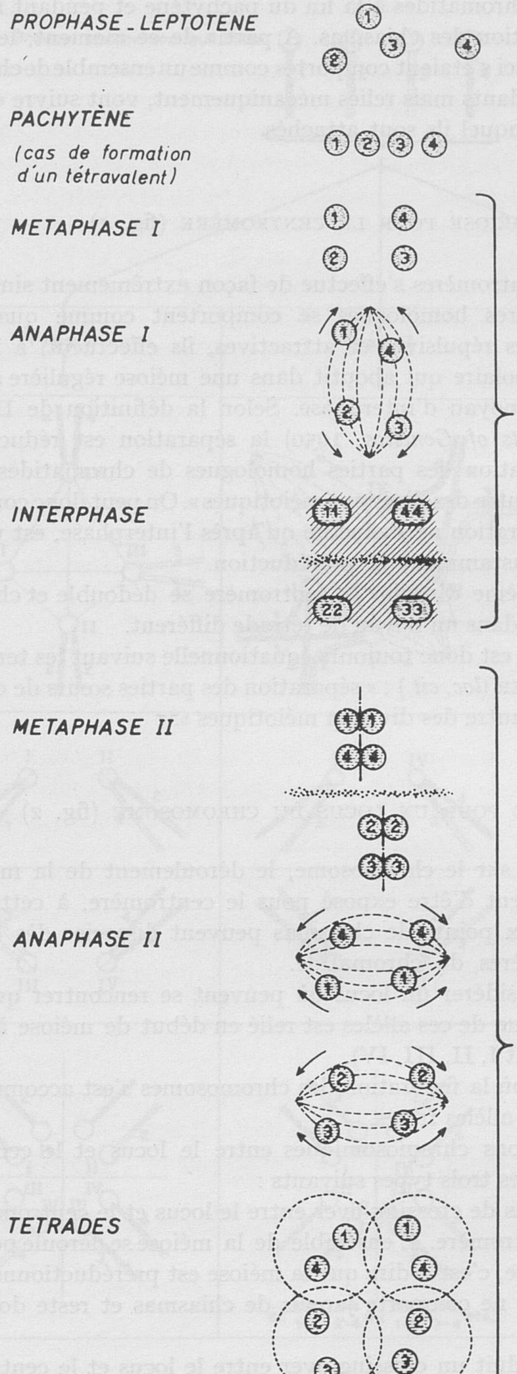


FIG. 1. — *Méiose pour le centromère*

— La fissuration en chromatides à la fin du pachytène et pendant le diplotène s'accompagne de la formation des chiasmas. A partir de ce moment, les filaments chromatidiques qui, jusqu'ici s'étaient comportés comme un ensemble de chromomères fonctionnellement indépendants mais reliés mécaniquement, vont suivre d'un bloc la destinée du centromètre auquel ils sont attachés.

2) La méiose pour le centromère (fig. 1)

La méiose pour les centromères s'effectue de façon extrêmement simple :

Les quatre centromères homologues se comportent comme quatre unités. Soumis à différentes forces répulsives et attractives, ils effectuent, à la première anaphase, une ascension polaire qui aboutit dans une méiose régulière à une répartition deux-deux dans le noyau d'interphase. Selon la définition de Darlington et Mather (*The Elements of Genetics*, 1950) la séparation est réductionnelle si on constate : « une séparation des parties homologues de chromatides non sœurs à l'anaphase de l'une ou l'autre des divisions méiotiques ». On peut donc considérer que le centromère dont la fissuration ne s'effectue qu'après l'interphase, est un point du chromosome subissant constamment la préréduction.

Au cours de la deuxième division le centromère se dédouble et chaque partie fille passe obligatoirement dans un noyau de tétrade différent.

Cette seconde division est donc toujours équationnelle suivant les termes mêmes de Darlington et Mather (*loc. cit.*) : « séparation des parties sœurs de chromatides à l'anaphase de l'une ou l'autre des division méiotiques ».

3) La méiose pour un locus du chromosome (fig. 2)

Pour un locus donné sur le chromosome, le déroulement de la méiose se fait parallèlement à ce qui vient d'être exposé pour le centromère, à cette exception près que les échanges aux points de chiasmas peuvent dissocier dès la première division des fragments frères de chromatide.

Nous allons donc considérer un locus où peuvent se rencontrer quatre allèles différents (1, 2, 3, 4). Chacun de ces allèles est relié en début de méiose à son propre centromère (respectivement I, II, III, IV).

A partir du moment où la fissuration des chromosomes s'est accomplie, chaque allèle se dédouble en deux allèles frères.

Selon les configurations chromosomiques entre le locus et le centromère, la méiose sera alors de l'un des trois types suivants :

Type I : S'il n'y a pas de crossing-over entre le locus et le centromère, chaque allèle suit son propre centromère. L'ensemble de la méiose se déroule pour un allèle comme pour un centromère, c'est-à-dire que la méiose est préréductionnelle.

La deuxième division ne comporte jamais de chiasmas et reste donc toujours équationnelle.

Type II : Il s'est produit un crossing-over entre le locus et le centromère. Les fragments de chromatides sœurs portant le locus considéré se trouvent donc attachés à des centromères différents. A l'anaphase I, les allèles frères des chromatides impliquées

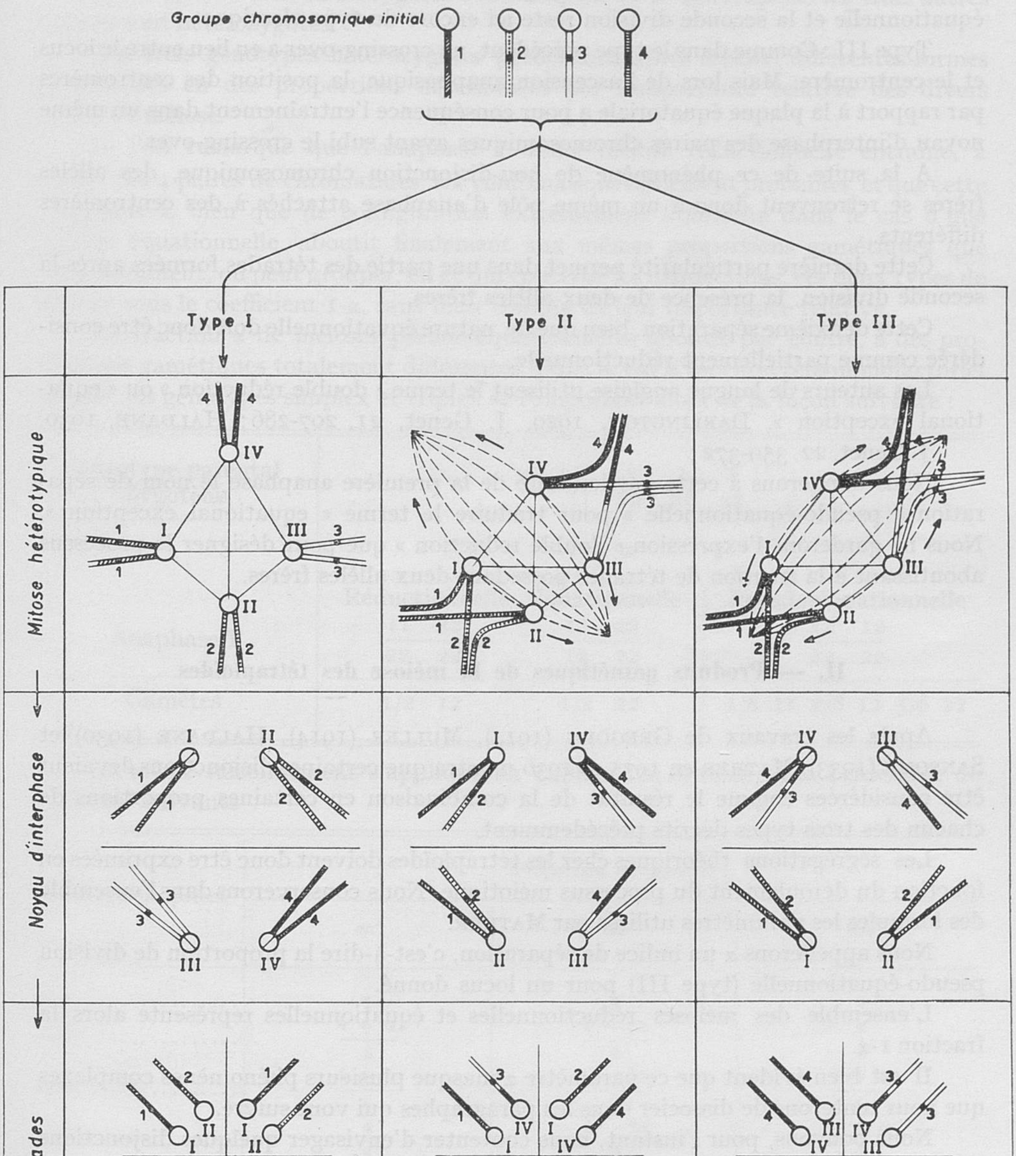


FIG. 2. — *Types de méiose chez les tétraploïdes.*

dans le chiasma, se dirigent vers des pôles d'anaphase opposés. La séparation est équationnelle et la seconde division reste ici encore du type classique.

Type III : Comme dans le type précédent, un crossing-over a eu lieu entre le locus et le centromère. Mais lors de l'ascension anaphasique, la position des centromères par rapport à la plaque équatoriale a pour conséquence l'entraînement dans un même noyau d'interphase des paires chromosomiques ayant subi le crossing-over.

A la suite de ce phénomène de non-disjonction chromosomique, des allèles frères se retrouvent donc à un même pôle d'anaphase attachés à des centromères différents.

Cette dernière particularité permet dans une partie des tétrades formées après la seconde division, la présence de deux allèles frères.

Cette deuxième séparation, bien que de nature équationnelle doit donc être considérée comme partiellement réductionnelle.

Les auteurs de langue anglaise utilisent le terme « double réduction » ou « equational exception ». DARLINGTON, 1929, J. Genet, 21, 207-286; HALDANE, 1930, J. Genet, 22, 359-372 ;

Nous donnerons à cette particularité de la première anaphase le nom de séparation « pseudo-équationnelle » pour traduire le terme « equational exception ». Nous ne garderons l'expression « double reduction » que pour désigner le processus aboutissant à la fraction de tétrades possédant deux allèles frères.

II. — Produits gamétiques de la méiose des tétraploïdes

Après les travaux de GREGORY (1914), MULLER (1914), HALDANE (1930) et SANSOME (1933), MATHER en 1935 et 1936 montra que certaines disjonctions devaient être considérées comme le résultat de la combinaison en certaines proportions de chacun des trois types décrits précédemment.

Les ségrégations théoriques chez les tétraploïdes doivent donc être exprimées en fonction du déroulement du processus méiotique. Nous conserverons dans l'ensemble des formules les paramètres utilisés par MATHER.

Nous appellerons α un indice de séparation, c'est-à-dire la proportion de division pseudo-équationnelle (type III) pour un locus donné.

L'ensemble des méioses réductionnelles et équationnelles représente alors la fraction $1-\alpha$.

Il est bien évident que ce paramètre α masque plusieurs phénomènes complexes que nous tenterons de dissocier dans les paragraphes qui vont suivre.

Nous pouvons, pour l'instant, nous contenter d'envisager quelques disjonctions théoriques simples.

Un caractère monofactoriel, représenté par les allèles A et a peut, chez un tétraploïde, entraîner les formes de génotypes suivantes :

aaaa = nulliplex
Aaaa = simplex
AAaa = duplex
AAAa = triplex
AAAA = quadruplex.

Deux formes sont homozygotes : le nulliplex et le quadruplex, les trois autres formes sont hétérozygotes.

Les trois génotypes hétérozygotes produisent, après méiose, différentes formes gamétiques en des proportions déterminées par l'importance relative des divers types de méiose.

Si l'on remarque que l'anaphase I d'une méiose réductionnelle entraîne, à partir des 4 paires de chromatides, six combinaisons également probables, et que cette anaphase I, bien que de configuration extrêmement différente dans le cas d'une méiose équationnelle, aboutit finalement aux mêmes proportions gamétiques que précédemment, on peut grouper, en ce qui concerne les disjonctions, ces deux types de méiose sous le coefficient 1-α, sans tenir compte de leur importance relative.

La fraction α de méioses pseudo-équationnelles aboutit par contre, à des proportions gamétiques totalement différentes. Dans le cas d'un caractère monofactoriel simple, les génotypes simplex et triplex se comportent alors de la façon suivante :

Génotype parental	1 2	2 2	
Zygotène	11 22	22 22	
	1 — α ↙		α ↘
	Réductionnelle	Équationnelle	Pseudo-équationnelle
Anaphase I	$\frac{11 \quad 22}{22 \quad 22}$	$\frac{12 \quad 22}{12 \quad 22}$	$\frac{12 \quad 12}{22 \quad 22}$
Gamètes	1/2 12	1/2 22	1/8 11 2/8 12 5/8 22

Le même raisonnement s'applique au duplex. On obtient alors l'ensemble de résultats suivants :

Génotype du parent	Proportion de gamètes		
	aa	A*a*	AA
aaaa	1	0	0
A*aaa*	$\frac{4 + \alpha}{8}$	$\frac{4 - 2\alpha}{8}$	$\frac{\alpha}{8}$
AA*aa*	$\frac{1 + \alpha}{6}$	$\frac{4 - 2\alpha}{6}$	$\frac{1 + \alpha}{6}$
AAA*a*	$\frac{\alpha}{8}$	$\frac{4 - 2\alpha}{8}$	$\frac{4 + \alpha}{8}$
AAAA	0	0	1

III. — Signification et limites de variation du paramètre α

L'indice de séparation α, qui donne la proportion de divisions pseudo-équationnelles, doit en réalité être considéré comme produit de deux éléments de la méiose :

1) La probabilité moyenne représentée par un paramètre e d'avoir une première division non réductionnelle.

2) La probabilité de non-disjonction chromosomique à la première anaphase, exprimée par un paramètre *a*.

Ces deux nouvelles variables couvrent d'ailleurs, elles aussi, un ensemble de processus assez complexes.

1) Valeurs caractéristiques du coefficient *a*

La non-disjonction chromosomique par exemple, entraînement à un même pôle d'anaphase I de deux fragments chromatidiques portant des allèles frères, est fonction de la disposition des centromères par rapport à la plaque équatoriale. Lorsque plusieurs chiasmas impliquant différentes paires chromosomiques ont provoqué des séries d'échanges entre le locus et le centromère, la non-disjonction chromosomique, pour ce locus, est fonction de la distance au centromère (fig. 3).

Un centromère tel que II, entraîne à l'anaphase deux chromatides constituées l'une par deux fragments et l'autre par trois fragments.

Pour un locus présentant quatre types d'allèles 1_1, 1_2, 1_3, 1_4 par le seul fait d'une distribution au hasard des centromères on peut très bien rencontrer, en un même noyau d'interphase, des allèles frères pour lesquels la séparation a donc été pseudo-équationnelle.

Dans le cas d'une ségrégation entièrement aléatoire, un allèle donné possède une chance sur trois de retrouver au même pôle d'anaphase son allèle frère.

Cette distribution au hasard est la plus fréquente pour des allèles suffisamment éloignés du centromère et nous retiendrons la valeur $a = 1/3$ comme valeur remarquable. Les valeurs limites du paramètre *a* peuvent être très différentes :

Chez les organismes tétraploïdes où la fréquence des tétravalents est très faible ou nulle, la proportion de méioses pseudo-équationnelles est pratiquement nulle et le coefficient *a* prend la valeur zéro.

Ce coefficient *a* peut encore garder sa valeur zéro dans le cas où malgré la formation de tétravalents des phénomènes imposent au cours du déroulement méiotique, des séparations réductionnelles ou équationnelles vraies.

La limite supérieure de *a* est plus difficile à définir. On peut cependant concevoir que dans des cas exceptionnels, un mécanisme entraîne toujours au même pôle d'anaphase les chromatides ayant subi le crossing-over. Le paramètre *a* tend dans ce cas vers une limite supérieure hypothétique égale à 1.

Les limites de variations de *a* sont donc 0 et 1 et la valeur intermédiaire 1/3 représente une valeur remarquable correspondant à une répartition au hasard des paires chromatidiques.

2) Valeurs caractéristiques du coefficient *e*

Le paramètre *e* est lié à un phénomène cytologique simple : la formation de crossing-over. Les facteurs intervenant dans la réalisation du crossing-over et, par voie de conséquence, dans celle des chiasmas résultants, sont encore mal connus. Alors que seuls des chromosomes très longs semblaient pouvoir comporter de nombreux chiasmas, on sait maintenant que des chromosomes courts peuvent donner des configurations méiotiques complexes contenant plusieurs chiasmas.

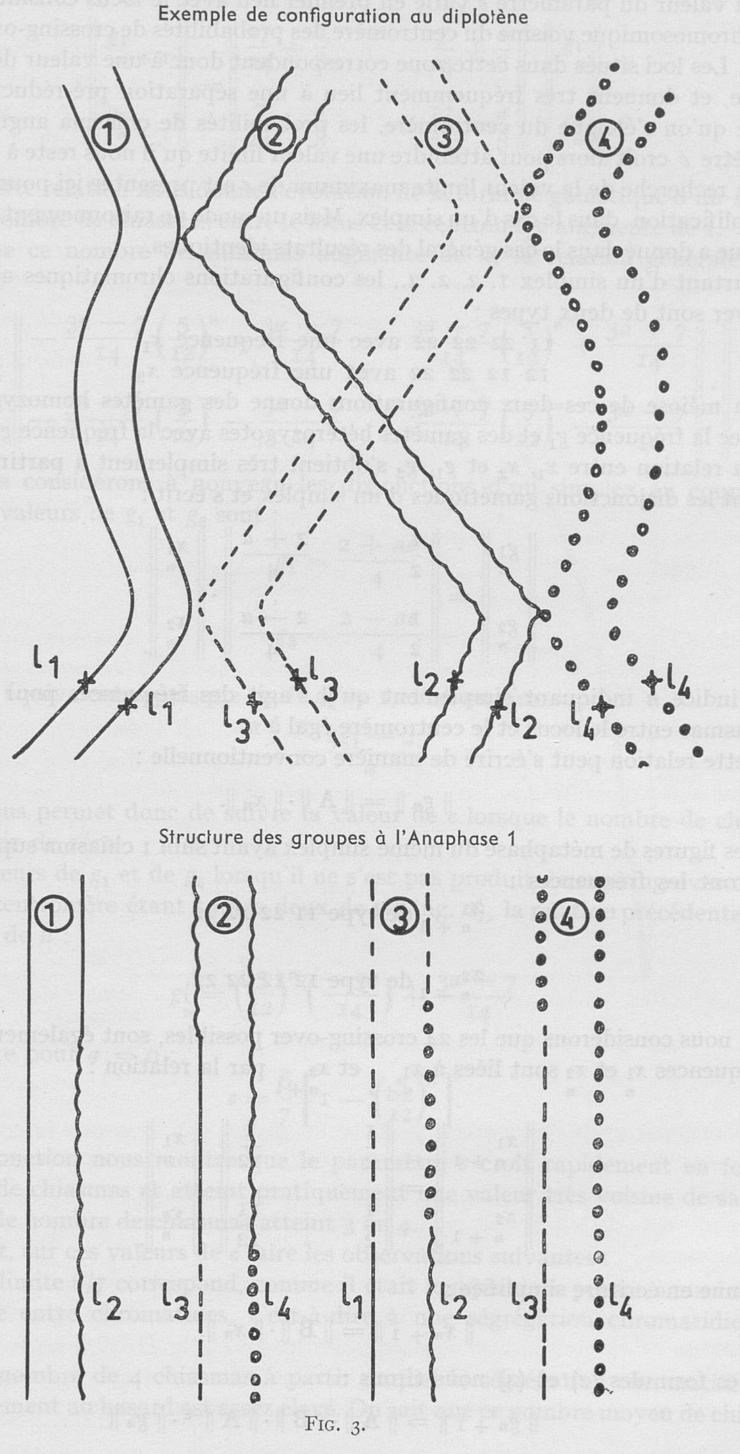

Exemple de configuration au diplotène
1
2
3
4
l1
l1
l3
l3
l2
l2
l4
l4
Structure des groupes à l'Anaphase 1
1
2
3
4
l1
l2
l3
l4
l1
l2
l3
l4

FIG. 3.

La valeur du paramètre e varie en premier lieu avec le locus considéré : pour la zone chromosomique voisine du centromère, les probabilités de crossing-over sont très faibles. Les loci situés dans cette zone correspondent donc à une valeur de e nulle, ou presque, et donnent très fréquemment lieu à une séparation pré-réductionnelle. A mesure qu'on s'éloigne du centromère, les probabilités de chiasma augmentent. Le paramètre e croît alors pour atteindre une valeur limite qu'il nous reste à déterminer.

La recherche de la valeur limite maximum de e est présentée ici pour des raisons de simplification, dans le cas d'un simplex. Mais un mode de raisonnement exactement analogue a donné dans le cas général des résultats identiques.

Partant d'un simplex 1. 2. 2. 2., les configurations chromatiques après n crossing-over sont de deux types :

11 22 22 22 avec une fréquence x_1

et 12 12 22 22 avec une fréquence x_2

La méiose de ces deux configurations donne des gamètes homozygotes 1.1 et 2. 2 avec la fréquence g_1 et des gamètes hétérozygotes avec la fréquence g_2.

La relation entre x_1, x_2 et g_1, g_2 s'obtient très simplement à partir du tableau donnant les disjonctions gamétiques d'un simplex et s'écrit :

$$\left\| \begin{matrix} \underset{n}{g_1} \\ \\ \underset{n}{g_2} \end{matrix} \right\| = \left\| \begin{matrix} \frac{1}{2} & \frac{2+a}{4} \\ \\ \frac{1}{2} & \frac{2-a}{4} \end{matrix} \right\| \cdot \left\| \begin{matrix} \underset{n}{x_1} \\ \\ \underset{n}{x_2} \end{matrix} \right\|. \qquad (1)$$

L'indice n indiquant simplement qu'il s'agit des fréquences pour un nombre de chiasmas entre le locus et le centromère égal à n.

Cette relation peut s'écrire de manière conventionnelle :

$$\| g_n \| = \| \mathrm{A} \| \cdot \| x_n \|. \qquad (2)$$

Les figures de métaphase du même simplex ayant subi 1 chiasma supplémentaire donneront les fréquences :

$\underset{n+1}{x_1}$ de type 11 22 22 22

et

$\underset{n+1}{x_2}$ de type 12 12 22 22.

Si nous considérons que les 24 crossing-over possibles, sont également probables les fréquences $\underset{n}{x_1}$ et $\underset{n}{x_2}$ sont liées à $\underset{n+1}{x_1}$ et $\underset{n+1}{x_2}$ par la relation :

$$\left\| \begin{matrix} \underset{n+1}{x_1} \\ \\ \underset{n+1}{x_2} \end{matrix} \right\| = \left\| \begin{matrix} \frac{1}{2} & \frac{1}{12} \\ \\ \frac{1}{2} & \frac{11}{12} \end{matrix} \right\| \cdot \left\| \begin{matrix} \underset{n}{x_1} \\ \\ \underset{n}{x_2} \end{matrix} \right\|. \qquad (3)$$

qui donne en écriture simplifiée :

$$\| x_{n+1} \| = \| \mathrm{B} \| \cdot \| x_n \|. \qquad (4)$$

Des formules (2) et (4) nous tirons :

$$\| g_{n+1} \| = \| \mathrm{A} \| \cdot \| \mathrm{B} \| \cdot \| \mathrm{A} \|^{-1} \cdot \| g_n \|$$

qui donne effectué :

$$\left\| \begin{matrix} g_1 \\ {}_{n+1} \\ g_2 \\ {}_{n+1} \end{matrix} \right\| = \left\| \begin{matrix} \frac{17}{24} + \frac{a}{8} & \frac{7}{24} + \frac{a}{8} \\ \frac{7}{24} - \frac{a}{8} & \frac{17}{24} - \frac{a}{8} \end{matrix} \right\| . \left\| \begin{matrix} g_1 \\ {}_n \\ g_2 \\ {}_n \end{matrix} \right\| . \qquad (5)$$

Cette relation nous donne l'évolution de la formule gamétique d'un simplex lorsque le nombre de chiasmas entre le locus et le centromère augmente de 1.

Lorsque ce nombre de chiasmas augmente de n, la relation générale s'écrit comme suit :

$$\left\| \begin{matrix} g_1 \\ {}_n \\ g_2 \\ {}_n \end{matrix} \right\| = \left\| \begin{matrix} -\frac{3\alpha - 7}{14}\left(\frac{5}{12}\right)^n + \frac{3\alpha + 7}{14} & \frac{3a + 7}{14}\left(\frac{5}{12}\right)^n + \frac{3a + 7}{14} \\ -\frac{3a - 7}{14}\left(\frac{5}{12}\right)^n - \frac{3a - 7}{14} & \frac{3a + 7}{14}\left(\frac{5}{12}\right)^n - \frac{3a - 7}{14} \end{matrix} \right\| . \left\| \begin{matrix} g_1 \\ {}_o \\ g_2 \\ {}_o \end{matrix} \right\| . \qquad (6)$$

Si nous considérons à nouveau les disjonctions d'un simplex au cours de la méiose, les valeurs de g_1 et g_2 sont :

$$g_1 = \frac{2 + ae}{4}$$

$$g_2 = \frac{2 - ae}{4}.$$

expressions équivalentes puisque $g_1 + g_2 = 1$, d'où on tire

$$e = \frac{4g_1 - 2}{a}.$$

Ceci nous permet donc de suivre la valeur de e lorsque le nombre de chiasmas croît à partir de zéro.

Les valeurs de g_1 et de g_2 lorsqu'il ne s'est pas produit de crossing-over entre le locus et le centromère étant toutes deux de 1/2 (fig. 2), la relation précédente s'écrit en fonction de n :

$$\underset{n}{g_1} = \left(\frac{5}{12}\right)^n \left(\frac{-3a}{14}\right) + \frac{3a + 7}{14}$$

d'où l'on tire pour $a = 0$:

$$e = \frac{6}{7}\left[1 - \left(\frac{5}{12}\right)^n\right]. \qquad (7)$$

Cette fonction nous montre que le paramètre e croît rapidement en fonction du nombre de chiasmas et atteint pratiquement une valeur très voisine de sa limite 6/7 dès que le nombre de chiasmas atteint 3 ou 4.

On peut, sur ces valeurs de e faire les observations suivantes :

1°) La limite 6/7 correspond, comme il était logique de le penser, à une indépendance totale entre chromatides, c'est-à-dire à une ségrégation chromatidique au hasard.

2°) Ce nombre de 4 chiasmas à partir duquel la ségrégation chromatidique se fait pratiquement au hasard est assez élevé. On sait que ce nombre moyen de chiasmas

varie suivant les espèces et qu'il est, dans des conditions définies, constant pour un chromosome donné d'un individu donné.

La relation entre la longueur du chromosome et le nombre moyen de crossing-over existe chez certaines espèces. Chez la Féverole (*Vicia faba*) par exemple, le chromosome M a une nombre moyen de chiasmas de 7,1 alors que le chromosome *m* qui est sensiblement moitié moins long a un nombre de chiasmas de 3,4 (MATHER, 1934). Mais chez beaucoup d'espèces, les chromosomes les plus courts ont une fréquence

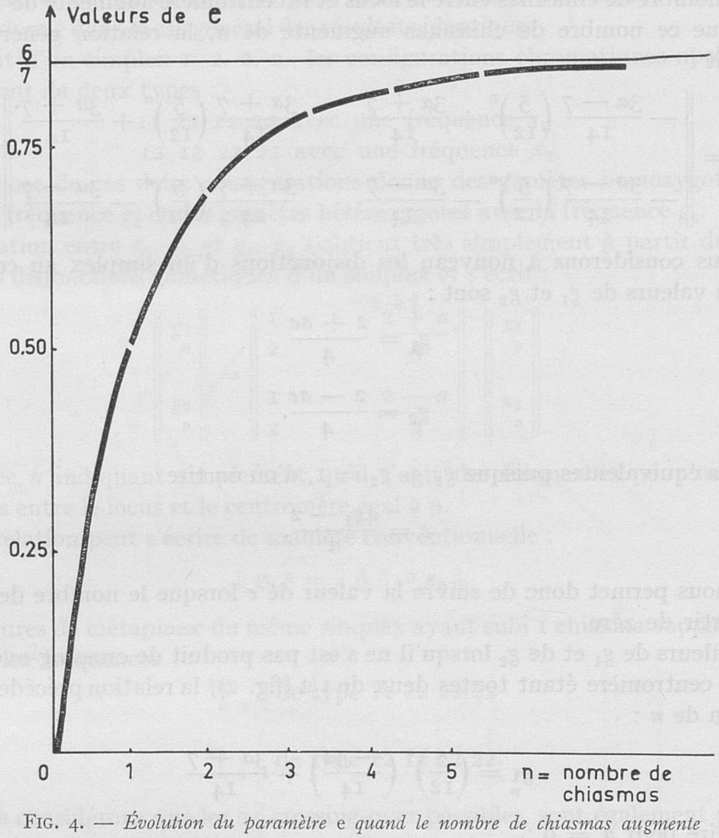


FIG. 4. — *Évolution du paramètre* e *quand le nombre de chiasmas augmente*

de chiasmas par unité de longueur plus élevée que les chromosomes longs.

Quoi qu'il en soit, un nombre moyen de 5 chiasmas doit être considéré, comme assez élevé. Bien qu'on ait pu dénombrer jusqu'à 15 chiasmas sur un même chromosome, la plupart des distributions pour un bras de chromosome ont pour moyenne 2 et 3 chiasmas.

La paramètre *e* ne prend donc qu'exceptionnellement la valeur 6/7.

3°) On a souvent attribué au paramètre *e* une signification comparable à celle du pourcentage de recombinaison chez les individus diploïdes. Il existe entre ces deux éléments une certaine analogie. Il faut cependant bien noter que ce paramètre *e* n'est pas du tout en relation linéaire avec la distance locus-centromère.

Si nous regroupons les valeurs limites et les valeurs caractéristiques des deux paramètres *e* et *a*, nous obtenons l'échelle de variation de l'indice de séparation α pour un locus donné.

TABLEAU 3

Échelle de variation du paramètre α

$e \rightarrow$ a $\downarrow$	0 pas de C. O,	$\frac{7}{10} = 2$ C. O.	$\frac{6}{7}$ nombre de C. O. > 5 ; Ségrégation chromatidique au hasard
0 = pas de tétravalents. .	0	0	0
$\frac{1}{3}$ = séparation chromatidique au hasard......	0	$\frac{7}{30} = 0{,}233\,3$	$\frac{2}{7} = 0{,}285\,7$
1 = non-disjonction constante..................	0	$\frac{7}{10} = 0{,}700\,0$	$\frac{6}{7} = 0{,}857\,1$

Le coefficient α peut donc varier de 0 à 6/7, mais cette gamme de variation renferme un maximum de probabilité pour des valeurs situées entre 0,1 et 0,25.

Cette étude schématique de la méiose des tétraploïdes, destinée avant tout à permettre l'interprétation de quelques disjonctions et de problèmes essentiels de génétique des populations, a fait abstraction de toutes les causes d'irrégularité de la méiose. Deux cas seulement ont été envisagés : les appariements sous forme de bivalents, et les appariements sous forme de tétravalents. Il n'est d'ailleurs pas essentiel, dans la réalité, d'attribuer une importance majeure aux formes déséquilibrées (univalents et trivalents), car elles aboutissent bien souvent à des formes gamétiques non viables.

CHAPITRE II

PROGRÈS VERS L'HOMOZYGOTIE D'UN INDIVIDU TÉTRAPLOÏDE QUI SE REPRODUIT EN AUTOFÉCONDATION STRICTE

Les différents individus d'une population de plantes allogames tétraploïdes, se maintiennent, pour un ensemble de gènes, à un niveau très fortement hétérozygote.

Pour un locus particulier cependant, si l'on n'envisage que le cas extrêmement simple de deux allèles A et *a*, la population peut présenter cinq catégories de génotypes :

— les quadruplex AAAA, que nous écrirons pour simplifier A_4 ;
— les triplex AAA*a*, que nous écrirons pour simplifier A_3 ;
— les duplex AA*aa*, que nous écrirons pour simplifier A_2 ;
— les simplex A*aaa*, que nous écrirons pour simplifier A_1 ;
— les nulliplex *aaaa*, que nous écrirons pour simplifier A_0.

Ces cinq différents états hétérozygotes rendent difficile la caractérisation d'une population à une génération donnée : pour ce facteur A*a*, une population tétraploïde à une génération *n* pourra être définie à l'aide des fréquences des cinq génotypes :

$$\underset{n}{A_4} \quad \underset{n}{A_3} \quad \underset{n}{A_2} \quad \underset{n}{A_1} \quad \underset{n}{A_0}$$

correspondant respectivement aux quadruplex, triplex, duplex, simplex et nulliplex.

I. — Matrices de génération et vecteurs-génération

Génération n → / Génération $n+1$ ↓	$\underset{n}{A_4}$	$\underset{n}{A_3}$	$\underset{n}{A_2}$	$\underset{n}{A_1}$	$\underset{n}{A_0}$	
$\underset{n+1}{A_4}$	a_{11}	a_{12}	a_{13}	a_{14}	a_{15}	
$\underset{n+1}{A_3}$	a_{21}	a_{22}	a_{23}	a_{24}	a_{25}	
$\underset{n+1}{A_2}$	a_{31}	a_{32}	a_{33}	a_{34}	a_{35}	
$\underset{n+1}{A_1}$	a_{41}	a_{42}	a_{43}	a_{44}	a_{45}	
$\underset{n+1}{A_0}$	a_{51}	a_{52}	a_{53}	a_{54}	a_{55}	(1)

Dans un système de reproduction donné, il peut être possible d'exprimer le passage d'une génération à la suivante sous la forme d'un tableau. Ce tableau comprend, par exemple, 25 cases dans le cas d'un individu tétraploïde (ci-avant).

Cet ensemble exprime, par exemple, l'origine de la fréquence des individus triplex $\underset{n+1}{A_3}$ à la génération $n + 1$.

$$\underset{n+1}{A_3} = a_{21} \underset{n}{A_4} + a_{22} \underset{n}{A_3} + a_{23} \underset{n}{A_2} + a_{24} \underset{n}{A_1} + a_{25} \underset{n}{A_0}. \qquad (2)$$

Connaissant les fréquences des divers génotypes à une génération n, on passe donc à la génération suivante d'une manière exactement semblable au déplacement d'un vecteur dans l'espace.

En effet, dans un plan, un vecteur $\vec{U}$, défini par ses deux projections u_1 et u_2 sur un système d'axes rectangulaires, est transformé en un vecteur $\vec{V}$ de composantes v_1 et v_2 par une transformation linéaire qui peut s'écrire :

$$\begin{cases} a_{11} u_1 + a_{12} u_2 = v_1 \\ a_{21} u_1 + a_{22} u_2 = v_2. \end{cases} \qquad (3)$$

Ces expressions (3), sont tout à fait comparables à l'expression (2). Les cinq fréquences qui caractérisent une génération donnée d'une population tétraploïde définissent donc dans un espace à 5 dimensions un vecteur caractérisant lui aussi cette génération. Ce vecteur peut être appelé vecteur-génération.

Et de même que l'expression (3) peut s'écrire sous forme matricielle :

$$\begin{Vmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{Vmatrix} \begin{Vmatrix} u_1 \\ u_2 \end{Vmatrix} = \begin{Vmatrix} V_1 \\ V_2 \end{Vmatrix}. \qquad (4)$$

de même le tableau (1) peut prendre la forme d'une matrice appelée matrice de génération.

Un système de reproduction défini transforme le vecteur génération $\vec{N}$ en un vecteur de génération $\overrightarrow{N+1}$.

Si cette transformation est linéaire, nous pouvons écrire :

$$\| G \| \quad \| = \| N + 1 \| \qquad (5)$$

où $\| G \|$ est la matrice de génération.

Cette même matrice exprime d'ailleurs le passage du vecteur $\overrightarrow{N+1}$ au vecteur $\overrightarrow{N+2}$.

Le problème qui se pose en génétique des populations est tout d'abord la définition d'une expression G permettant à une génération zéro prise comme origine de prévoir la constitution de la population après n générations d'un système de reproduction donné.

Nous aurions alors :

$$\| N \| = \| G \|^n \cdot \| O \|. \qquad (6)$$

Le calcul de la matrice G^n nécessite l'utilisation de quelques caractéristiques matricielles que nous allons définir.

II. — Caractéristiques matricielles : valeurs propres et directions propres

Étant donné un vecteur $\vec{V}$ obtenu par la transformation $\vec{V} = \| G \| \vec{U}$ (7), la condition nécessaire et suffisante pour que $\vec{V}$ et $\vec{U}$ aient même direction est que l'on puisse trouver des valeurs λ telles que :

$$\lambda \vec{U} = \vec{V}. \tag{8}$$

Ce vecteur $\vec{U}$ peut d'ailleurs s'écrire sous deux formes. Sous la forme d'une matrice colonne $\| C \|$ ou sous la forme d'une matrice ligne $\| L \|$.

On obtient à partir des relations (7) et (8) les deux expressions équivalentes suivantes :

$$\| G \| \quad \| C \| = \lambda \| C \|. \tag{9}$$

$$\| L \| \quad \| G \| = \lambda \| L \|. \tag{10}$$

Les valeurs de λ sont appelées valeurs propres et les expressions $\| C \|$ et $\| L \|$ correspondantes, sont respectivement nommées directions propres colonnes ou modes à droite et directions propres lignes ou modes à gauche.

Reprenant l'expression relative à la direction propre-ligne $\| L \|$ (10), on peut l'expliciter en développant comme suit l'expression matricielle :

$$\| L_1 L_2 L_3 L_4 L_5 \| \| G \| = \lambda \| L_1 L_2 L_3 L_4 L_5 \| \tag{11}$$

c'est-à-dire :

$$\left\{\begin{array}{l} L_1 a_{11} + L_2 a_{21} + L_3 a_{31} + \cdots + L_5 a_{51} = \lambda L_1 \\ \cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots \\ \cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots \\ \cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots \\ L_1 a_{15} + L_2 a_{25} + \cdots\cdots\cdots + L_5 a_{55} = \lambda L_5. \end{array}\right. \tag{12}$$

On obtient ainsi les valeurs propres $\lambda_1, \lambda_2 \ldots \lambda_n$ d'une matrice $\| G \|$ d'ordre n.

L'expression (10) peut être multipliée par la matrice $\| N \|$ c'est-à-dire par la matrice des fréquences des divers génotypes ou encore la matrice représentée par le vecteur génération $\vec{N}$. Ceci nous donne :

$$\| L \| \| G \| \| N \| = \lambda \| L \| \| N \|$$

qui d'après la relation (5) peut s'écrire :

$$\| L \| \| N + 1 \| = \lambda \| L \| \| N \|.$$

On écrirait de même :

$$\begin{array}{ll} \| L \| \| N \| & = \lambda \| L \| \| N - 1 \| \\ \hline \| L \| \| 1 \| & = \lambda \| L \| \| O \|. \end{array}$$

D'où cette formule très intéressante :

$$\| L \| \| N \| \quad = \lambda^n \| L \| \| O \|. \tag{15}$$

Ces produits $\| L \| \| N \|$ constituent, comme le montre la formule (15), des relations

entre les fréquences des génotypes qui restent indépendantes des générations. Les auteurs anglais les nomment « Principal components of Frequency » (FISHER : *Theory of Inbreeding*). Nous traduirons : composants principaux de la fréquence.

Il est toujours possible d'exprimer les fréquences des différents génotypes à la $n^{\text{ième}}$ génération en fonction des composants principaux de la fréquence. A l'aide de la relation (15) on remonte ensuite à la génération d'origine. On établit ainsi la matrice $\| G \|^n$.

Une autre méthode de calcul de la $n^{\text{ième}}$ puissance de la matrice de génération consiste à appliquer la formule de FRAZER DUNCAN et COLLAR (M. DENIS-PAPIN et A. KAUFMANN) :

$$\| G \|^n = \lambda_1^n \| Q_1 \| + \lambda_2^n \| Q_2 \| + \cdots + \lambda_5^n \| Q_5 \| \tag{16}$$

où les matrices $\| Q \|_i$ ont la valeur suivante :

$$Q_i = \frac{\prod_{j \neq i} (\lambda_j \| 1 \| - \| G \|)}{\prod_{j \neq i} (\lambda_j - \lambda_i)}.$$

L'application de cette formule est souvent plus longue que la méthode qui utilise les composants principaux de la fréquence.

III. — Application à la matrice de génération des tétraploïdes

L'étude de la méiose, dans les hypothèses définies plus haut, en tenant compte de la fréquence moyenne de séparation équationnelle et du taux moyen de non-disjonction chromosomique, donne, pour les divers génotypes contenus dans une population tétraploïde, les fréquences gamétiques suivantes :

Génotype parental	Proportions gamétiques AA	A*a*	*aa*
A_4	1	0	0
A_3	$\frac{4+\alpha}{8}$	$\frac{4-2\alpha}{8}$	$\frac{\alpha}{8}$
A_2	$\frac{1+\alpha}{6}$	$\frac{4-2\alpha}{6}$	$\frac{1+\alpha}{6}$
A_1	$\frac{\alpha}{8}$	$\frac{4-2\alpha}{8}$	$\frac{4+\alpha}{8}$
A_0	0	0	1

Si ces individus se reproduisent en autofécondation, la matrice de génération s'obtient simplement en élevant au carré les fréquences gamétiques des génotypes d'une génération N. Puisqu'il existe une symétrie entre simplex et triplex, nulliplex et quadruplex en ce qui concerne la formation de gamètes homozygotes, la matrice de génération est symétrique par rapport à son terme central.

On peut, d'autre part, réduire d'une unité l'ordre de cette matrice en tenant compte du fait que la somme des fréquences génotypiques doit être égale à 1. On obtient immédiatement la fréquence des nulliplex en calculant le complément à 1 de la somme des fréquences des autres génotypes.

La matrice de génération dans l'autofécondation d'un tétraploïde est donc ici d'ordre 4 et s'écrit :

$$\left\| \begin{array}{c} A_4 \\ {}_{n+1} \\ A_3 \\ {}_{n+1} \\ A_2 \\ {}_{n+1} \\ A_1 \\ {}_{n+1} \end{array} \right\| = \left\| \begin{array}{c|c|c|c} 1 & \frac{1}{4} + \frac{1}{8}\alpha + \frac{1}{64}\alpha^2 & \frac{1}{36} + \frac{1}{18}\alpha + \frac{1}{36}\alpha^2 & \frac{1}{64}\alpha^2 \\ \hline 0 & \frac{1}{2} - \frac{1}{8}\alpha - \frac{1}{16}\alpha^2 & \frac{2}{9} + \frac{1}{9}\alpha - \frac{1}{9}\alpha^2 & \frac{1}{8}\alpha - \frac{1}{16}\alpha^2 \\ \hline 0 & \frac{1}{4} - \frac{1}{8}\alpha + \frac{3}{32}\alpha^2 & \frac{1}{2} - \frac{1}{3}\alpha + \frac{1}{6}\alpha^2 & \frac{1}{4} - \frac{1}{8}\alpha + \frac{2}{32}\alpha^2 \\ \hline 0 & \frac{1}{8}\alpha - \frac{1}{16}\alpha^2 & \frac{2}{9} + \frac{1}{9}\alpha - \frac{1}{9}\alpha^2 & \frac{1}{2} - \frac{1}{8}\alpha - \frac{1}{16}\alpha^2 \end{array} \right\| \left\| \begin{array}{c} A_4 \\ {}_{n} \\ A_3 \\ {}_{n} \\ A_2 \\ {}_{n} \\ A_1 \\ {}_{n} \end{array} \right\| \quad (19)$$

La recherche des valeurs propres se fait suivant le schéma classique et donne les quatre racines suivantes :

1 — $\lambda_1 = 1$

2 — $\lambda_2 = \frac{1}{2}\left(1 - \frac{\alpha}{2}\right)$

3 — $\lambda_3 = \frac{1}{6}(5 - \alpha)$

4 — $\lambda_4 = \frac{1}{24}(2 - \alpha)^2.$ (20)

Pour obtenir la matrice $\| G \|^n$ nous avons utilisé la formule de FRAZER DUNCAN et COLLAR.

Les matrices $\| Q_1 \|$ et $\| Q_2 \|$ correspondant aux valeurs propres λ_1 et λ_2 sont assez simples.

Par contre, les termes des matrices $\| Q_3 \|$ et $\| Q_4 \|$ ne peuvent s'écrire que sous forme de développements limités.

Comme dans la pratique la valeur de α dépasse rarement 2/7, nous avons supprimé dans cette formule les termes d'ordre supérieur à 4.

La matrice générale de génération $\| G \|^n$ s'écrit alors, en posant :

$$B = \frac{1}{8}\alpha - \frac{7}{16 \times 4}\alpha^2 + \frac{1}{16 \times 8}\alpha^3 - \frac{7}{16 \times 64}\alpha^4 + \cdots$$

Cette matrice de génération est surtout importante par les conclusions qu'elle suscite. Mais avant d'envisager cette question, il est indispensable de calculer la valeur des différentes cases de cette matrice pour des valeurs caractéristiques du coefficient α. Nous prendrons :

$\alpha = 0$ valable pour les loci de la région du centromère ;

$\alpha = 2/7$ qui correspond à une ségrégation du gène indépendamment du centromère ;

$\alpha = 1/7$ valeur moyenne applicable à la plupart des loci du chromosome.

$A_{4\,n}$		11 1	12 $\frac{3}{4} - \frac{1}{4}\lambda_2^n - \left(\frac{7}{16} + \frac{B}{4}\right)\lambda_3^n + \left(-\frac{1}{16} + \frac{B}{4}\right)\lambda_4^n$	13 $\frac{1}{2} - \left(\frac{7}{12} + \frac{B}{3}\right)\lambda_3^n + \left(\frac{1}{12} + \frac{B}{3}\right)\lambda_4^n$	52	51	$A_{4\,0}$
$A_{3\,n}$		21 0	22 $\frac{1}{2}\lambda_2^n + \left(\frac{1}{4} + B\right)\lambda_3^n + \left(\frac{1}{4} - B\right)\lambda_4^n$	23 $\left(\frac{1}{3} + \frac{4}{3}B\right)\lambda_3^n - \left(\frac{1}{3} + \frac{4}{3}B\right)\lambda_4^n$	42	41	$A_{3\,0}$
$A_{2\,n}$	=	31 0	32 $\left(\frac{3}{8} - \frac{3}{2}B\right)\lambda_3^n + \left(-\frac{3}{8} + \frac{3}{2}B\right)\lambda_4^n$	33 $\left(\frac{1}{2} - 2B\right)\lambda_3^n + \left(\frac{1}{2} + 2B\right)\lambda_4^n$	32	31	$A_{2\,0}$.
$A_{1\,n}$		41 0	42 $-\frac{1}{2}\lambda_2^n + \left(\frac{1}{4} + B\right)\lambda_3^n + \left(\frac{1}{4} - B\right)\lambda_4^n$	23	22	21	$A_{1\,0}$
$A_{0\,n}$		51 0	52 $\frac{1}{4} + \frac{1}{4}\lambda_2 - \left(\frac{7}{16} + \frac{B}{4}\right)\lambda_3^n + \left(-\frac{1}{16} + \frac{B}{4}\right)\lambda_4^n$	13	12	11	$A_{0\,0}$

Matrice carrée 5 × 5 à compléter par symétrie par rapport à la case 33

Valeur de B	$\alpha = 0$ $B = 0$
Case $_{11}$	1
n_{12}	$\frac{3}{4} - \frac{1}{4}\left(\frac{1}{2}\right)^n - \frac{7}{6}\left(\frac{5}{6}\right)^n - \frac{1}{16}\left(\frac{1}{6}\right)^n$
n_{22}	$\frac{1}{2}\left(\frac{1}{2}\right)^n + \frac{1}{4}\left(\frac{5}{6}\right)^n + \frac{1}{4}\left(\frac{1}{6}\right)^n$
n_{32}	$\frac{3}{8}\left(\frac{5}{6}\right)^n - \frac{3}{8}\left(\frac{1}{6}\right)^n$
n_{42}	$-\frac{1}{2}\left(\frac{1}{2}\right)^n + \frac{1}{4}\left(\frac{5}{6}\right)^n + \frac{1}{4}\left(\frac{1}{6}\right)^n$
n_{52}	$\frac{1}{4} + \frac{1}{4}\left(\frac{1}{2}\right)^n - \frac{7}{16}\left(\frac{5}{6}\right)^n - \frac{1}{16}\left(\frac{1}{6}\right)^n$
n_{13}	$\frac{1}{2} - \frac{7}{12}\left(\frac{5}{6}\right)^n + \frac{1}{12}\left(\frac{1}{6}\right)^n$
n_{23}	$\frac{1}{3}\left(\frac{5}{6}\right)^n - \frac{1}{3}\left(\frac{1}{6}\right)^n$
n_{33}	$\frac{1}{2}\left(\frac{5}{6}\right)^n + \frac{1}{2}\left(\frac{1}{6}\right)^n$

Valeur de B	$\alpha = \frac{1}{7}$ $B = 0{,}015\,149$
Case n_{11}	1
n_{12}	$\frac{3}{4} - \frac{1}{4}\left(\frac{13}{28}\right)^n - 0{,}433\,713\left(\frac{17}{21}\right)^n - 0{,}058\,713\left(\frac{169}{24 \times 49}\right)^n$
n_{22}	$\frac{1}{2}\left(\frac{13}{28}\right)^n + 0{,}265\,149\left(\frac{17}{21}\right)^n + 0{,}234\,851\left(\frac{169}{24 \times 49}\right)^n$
n_{32}	$+ 0{,}352\,277\left(\frac{17}{21}\right)^n - 0{,}352\,277\left(\frac{169}{24 \times 49}\right)^n$
n_{42}	$-\frac{1}{2}\left(\frac{13}{28}\right)^n + 0{,}265\,149\left(\frac{17}{21}\right)^n + 0{,}234\,851\left(\frac{169}{24 \times 49}\right)^n$
n_{52}	$\frac{1}{4} + \frac{1}{4}\left(\frac{13}{28}\right)^n - 0{,}441\,287\left(\frac{17}{21}\right)^n - 0{,}058\,713\left(\frac{169}{24 \times 49}\right)^n$
n_{13}	$\frac{1}{2} - 0{,}588\,383\left(\frac{17}{21}\right)^n + 0{,}088\,383\left(\frac{169}{24 \times 49}\right)^n$
n_{23}	$0{,}353\,532\left(\frac{17}{21}\right)^n - 0{,}353\,532\left(\frac{169}{24 \times 49}\right)^n$
n_{33}	$0{,}492\,425\left(\frac{17}{21}\right)^n + 0{,}507\,574\left(\frac{169}{24 \times 49}\right)^n$

	$\alpha = \frac{2}{7}$
Valeur de B	B = 0,026 921
Case n_{11}	1
n_{12}	$\frac{3}{4} - \frac{1}{4}\left(\frac{3}{7}\right)^n - 0{,}444\,23\left(\frac{11}{14}\right)^n - 0{,}055\,77\left(\frac{6}{49}\right)^n$
n_{22}	$\frac{1}{2}\left(\frac{3}{7}\right)^n + 0{,}276\,92\left(\frac{11}{14}\right)^n + 0{,}223\,08\left(\frac{6}{49}\right)^n$
n_{32}	$+ 0{,}334\,62\left(\frac{11}{14}\right)^n - 0{,}334\,62\left(\frac{6}{49}\right)^n$
n_{42}	$-\frac{1}{2}\left(\frac{3}{7}\right)^n + 0{,}276\,92\left(\frac{11}{14}\right)^n + 0{,}223\,08\left(\frac{6}{49}\right)^n$
n_{52}	$\frac{1}{4} + \frac{1}{4}\left(\frac{3}{7}\right)^n - 0{,}444\,23\left(\frac{11}{14}\right)^n - 0{,}055\,77\left(\frac{6}{49}\right)^n$
n_{13}	$\frac{1}{2} - 0{,}592\,30\left(\frac{11}{14}\right)^n + 0{,}092\,31\left(\frac{6}{49}\right)^n$
n_{23}	$0{,}369\,23\left(\frac{11}{14}\right)^n - 0{,}369\,23\left(\frac{6}{49}\right)^n$
n_{33}	$0{,}446\,16\left(\frac{11}{14}\right)^n + 0{,}553\,84\left(\frac{6}{49}\right)^n$

IV. — Éléments apportés par la matrice de génération des tétraploïdes

L'utilisation de la consanguinité chez des plantes allogames a comme but essentiel la recherche d'un accroissement d'homogénéité. L'homozygotie, dans le cas simple des allèles A et *a*, est réalisée chez un autotétraploïde par les génotypes quadruplex et nulliplex.

La matrice générale de génération nous montre que la probabilité d'obtention d'un type homozygote A_4 est fonction de plusieurs éléments :

1° du nombre de générations successives qui ont été soumises à l'autofécondation.

2° du génotype de la plante qui a servi de départ à l'autofécondation.

3° de la situation du locus sur le chromosome et du déroulement de la méiose chez l'individu en étude.

Si nous prenons dans la population initiale, une plante mère simplex pour le gène en cause, après *n* générations d'autofécondation, nous obtiendrons dans la descendance issue de cette plante, une fréquence de quadruplex donnée par la relation :

$$\underset{n}{A_4} = n_{14}\,\underset{0}{A_1}.$$

Si nous étions partis d'un individu duplex cette fréquence serait :

$$\underset{n}{A_4} = n_{13} \underset{0}{A_2}.$$

A partir d'un triplex on aurait eu :

$$\underset{n}{A_4} = n_{12} \underset{0}{A_3}.$$

Le tableau qui suit précise les valeurs des équations précédentes pour une et pour 10 générations d'autofécondation.

Génotype plante mère	Probabilité d'obtention du quadruplex					
	Après 1 génération d'autofécondation			Après 10 générations d'autofécondation		
	$\alpha = 0$	$\alpha = \frac{1}{7}$	$\alpha = \frac{2}{7}$	$\alpha = 0$	$\alpha = \frac{1}{7}$	$\alpha = \frac{2}{7}$
Simplex ...	0	0,000 41	0,001 314	0,179 632	0,196 88	0,210 22
Duplex	0,0277 8	0,035 99	0,045 94	0,405 83	0,428 83	0,446 90
Triplex	0,25	0,277 20	0,287 00	0,679 13	0,699	0,711

(23)

On arrive donc aux trois groupes de conclusions suivants :

1° Dans le cas d'un gène représenté par deux allèles A et *a*, le facteur qui joue le rôle essentiel pour l'obtention d'un individu quadruplex est le génotype de la plante de départ : après 10 générations d'autofécondation, les probabilités sont 3 fois plus élevées si l'on est parti d'un triplex plutôt que d'un simplex.

2° La position du gène sur le chromosome et les modalités de déroulement de la méiose (exprimées par les différentes valeurs du paramètre α) ont une très nette influence dans le cas d'un simplex en permettant après une seule génération d'autofécondation, la réalisation d'une certaine proportion de gamètes ayant subi une méiose pseudo-équationnelle et donnant dans la descendance une fréquence non nulle de quadruplex.

L'intervention du coefficient α se manifeste encore par exemple dans les différences entre descendances d'un duplex ayant subi une génération d'autofécondation : on passe en effet de 2,8 p. 100 d'homozygotes dominants à 4,6 p. 100 selon que le locus considéré est totalement lié ou totalement indépendant du centromère.

3° Quelles que soient les caractéristiques de la méiose et la position du locus considéré, le caractère essentiel exprimé par cette matrice de génération des tétraploïdes est la lenteur d'évolution et d'homogénéisation de familles soumises à une autofécondation.

En effet, même lorsqu'on se place dans les meilleures conditions : caractère monofactoriel, plante de départ triplex, valeur élevée de l'indice de séparation ($\alpha = 2/7$), il reste encore après 10 générations de consanguinité très étroite obtenue

par l'autofécondation, 8 p. 100 d'individus hétérozygotes dans la descendance. Cette valeur extrêmement élevée nous amène à comparer les vitesses d'évolution du pourcentage d'hétérozygotes chez un diploïde et chez l'autotétraploïde correspondant, lorsque tous deux sont soumis à une série d'autofécondations.

La proportion d'hétérozygotes dans la descendance d'un individu diploïde A*a* est donnée à la génération *n* par l'expression :

$$\text{Hétérozygotes diploïdes} = \left(\frac{1}{2}\right)^n$$

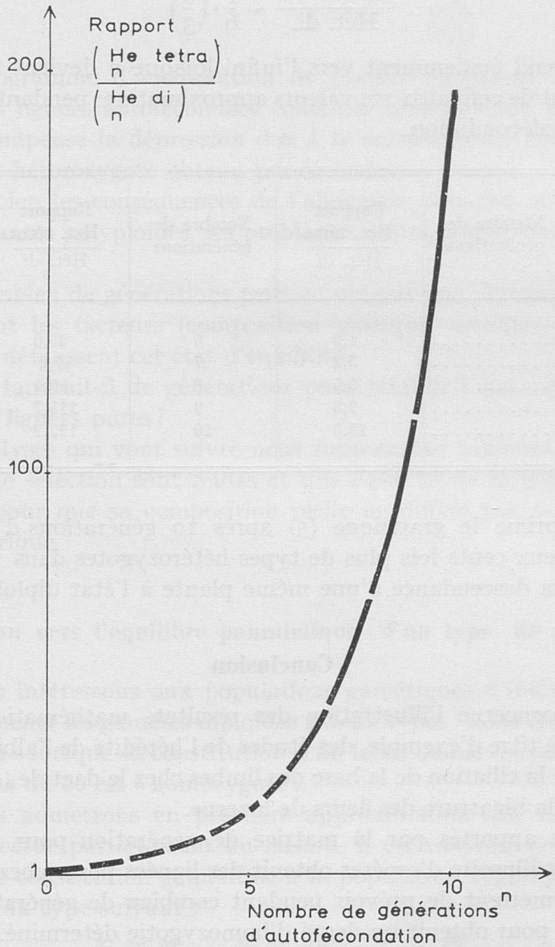


FIG. 5. — *Influence de la consanguinité sur la proportion de génotypes hétérozygotes*

La matrice de génération (21) nous donne la proportion d'hétérozygotes tétraploïdes à une même génération *n* (pour des raisons de simplification nous considérerons que $\alpha = 0$).

$$\text{Hétérozygotes tétraploïdes} = \frac{7 \times 5^n + 1}{8 \times 6^n}\left(\underset{0}{A_3} + \underset{0}{A_1}\right) + \frac{7 \times 5^n - 1}{6 \times 6^n}\underset{0}{A_2}$$

Si nous partons de l'individu hétérozygote duplex : AAaa qui correspond à l'individu diploïde Aa, le rapport entre les fréquences d'hétérozygotes tétra et diploïdes s'écrit :

$$\frac{(\text{Hét. tétra.})_n}{(\text{Hét. di.})_n} = \frac{\dfrac{7 \times 5^n}{6 \times 6^n} - \dfrac{1}{}}{\left(\dfrac{1}{2}\right)^n}$$

Lorsque n est grand :

$$\frac{\text{Hét. tétra.}}{\text{Hét. di.}} \sim \frac{7}{6} \cdot \left(\frac{5}{3}\right)^n$$

Ce rapport tend évidemment vers l'infini lorsque n devient très grand. Il est surtout intéressant de connaître ses valeurs approximatives pendant les dix premières générations d'autofécondation.

Nombre de générations	Rapport $\frac{\text{Het. tétra}}{\text{Hét. di}}$	Nombre de générations	Rapport $\frac{\text{Het. tétra}}{\text{Hét. di}}$
1	1,9	6	25,0
2	3,2	7	41,6
3	5,4	8	69,4
4	9,0	9	115,7
5	15,0	10	192,2

Comme l'exprime le graphique (5) après 10 générations d'autofécondations, il reste environ deux cents fois plus de types hétérozygotes dans une famille tétraploïde que dans la descendance d'une même plante à l'état diploïde.

Conclusion

En ce qui concerne l'illustration des résultats mathématiques présentés ici on peut signaler, à titre d'exemple, des études de l'hérédité de l'albinisme, de la pilosité des gaines, de la ciliation de la base des limbes chez le dactyle (*Dactylis glomerata* L.), l'hérédité de la bigarrure des fleurs de luzerne.

Les résultats apportés par la matrice de génération pour l'autofécondation montrent qu'il est illusoire d'espérer obtenir des lignées pures chez les espèces tétraploïdes, mais permettent de prévoir pendant combien de générations on doit travailler les lignées pour obtenir un degré d'homozygotie déterminé.

Pour la fixation de certains caractères morphologiques utilisés pour l'identification de variétés (coloration pourpre foncé des fleurs, absence de pigments floraux, présence de folioles supplémentaires, etc.), la matrice de génération permet de prévoir le nombre approximatif de plantes à autoféconder dans une lignée.

Enfin l'extension de ces résultats à l'étude de l'homogénéisation de fragments chromosomiques (théorie des jonctions proposée par sir R. Fisher) peut entraîner des conclusions intéressantes sur l'effet de diminution de vigueur dû à la consanguinité chez les tétraploïdes.

CHAPITRE III

COMPORTEMENT DES TÉTRAPLOÏDES EN PANMIXIE

Dans un programme d'amélioration de plantes allogames, le rétablissement de la vigueur des lignées autofécondées constitue généralement la deuxième partie du travail. On compense la dépression due à la consanguinité chez les lignées par un retour à l'état hétorozygote obtenu par fécondation croisée.

On connaît bien les conséquences de l'allogamie chez des individus diploïdes. Dans le cas de plantes polyploïdes, les problèmes qui se posent sont déjà un peu plus complexes :

— Après combien de générations peut-on obtenir une population en équilibre ?

— Quels sont les facteurs (composition allélique, modalités de déroulement de la méiose) qui définissent cet état d'équilibre.

— Combien faudrait-il de générations pour rétablir l'état hétérozygote maximum à partir de lignées pures ?

Dans les analyses qui vont suivre nous supposerons toujours que les pressions de mutation et de sélection sont nulles et que l'effectif de la population est suffisamment élevé pour que sa composition réelle ne diffère pas sensiblement de sa composition théorique.

I. — Évolution vers l'équilibre panmictique d'un type de gamète donné

Si nous nous intéressons aux populations gamétiques d'individus tétraploïdes nous pouvons ramener les gamètes diploïdes à deux types : nous dirons qu'un gamète est « hétérozygote » lorsque sa constitution à un locus donné est du type *ab*, et qu'un gamète du type *aa* ou *bb* est « homozygote ».

Comme nous admettons en première approximation que la combinaison de ces gamètes s'effectue parfaitement au hasard, il est toujours possible de repasser rapidement d'une constitution gamétique à la population zygotique qui en est issue par des relations du type suivant :

$$x = aa \qquad y = ab \qquad z = bb$$

correspondant à la population zygotique :

$$\begin{aligned} x^2 &= aaaa \\ 2\,xy &= aaab \\ (y^2 + 2\,xz) &= aabb \\ 2\,yz &= abbb \\ z^2 &= bbbb. \end{aligned}$$

Considérons donc un certain allèle *a*, de fréquence p dans une population se reproduisant en panmixie. Cette fréquence doit rester constante à travers toutes les générations puisque nous supposons qu'il n'y a ni sélection, ni mutation.

Soit x_N la fréquence à la génération N des gamètes *aa*. Proposons-nous de rechercher les fréquences de ces gamètes homozygotes à la génération suivante :

On peut écrire que x_{N+1} comprend d'une part :

1) des gamètes issus de méioses pseudo-réductionnelles ;

2) d'autre part des gamètes ayant reproduit la combinaison parentale sans qu'il se produise une méiose pseudo-réductionnelle ;

3) des gamètes *aa* ayant été réalisés par combinaison panmictique.

Pour la première catégorie, qui comprend des gamètes dont les deux allèles sont frères, la formule gamétique *aa* se réalise avec la fréquence :

$$\frac{\alpha}{2} \cdot p.$$

L'ensemble des 2^e^ et 3^e^ catégories représente une fraction $\left(1 - \frac{\alpha}{2}\right)$ des gamètes.

La deuxième origine possible provient d'une reproduction dans une méiose normale de la combinaison parentale dont la fréquence était x_N. Comme dans un noyau d'interphase, il y a une chance sur trois pour qu'un centromère se retrouve avec un centromère entraînant les mêmes allèles, cette situation se réalise avec une fréquence :

$$\left(1 - \frac{\alpha}{2}\right) \cdot \frac{1}{3} \cdot x_N.$$

La troisième catégorie comprend les recombinaisons panmictiques qui reproduisent le type homozygote, leur fréquence est le produit de $\left(1 - \frac{\alpha}{2}\right)$ représentant l'ensemble des gamètes n'ayant pas été recombinés dans une méiose pseudo-équationnelle, par p^2 fréquence panmictique de *aa* pour $\alpha = 0$, et par 2/3 probabilité de recombinaison.

Nous avons donc ici :

$$\left(1 - \frac{\alpha}{2}\right) \cdot \frac{2}{3} \cdot p^2.$$

L'expression d'ensemble de x_{N+1} s'écrit donc :

$$x_{N+1} = \left(\frac{2 - \alpha}{6}\right) \cdot \left(x_N + 2p^2\right) + \frac{\alpha}{2} p.$$

Cette expression s'écrit encore :

$$x_{N+1} = \left(\frac{2 - \alpha}{6}\right) x_N - \frac{2(2 - \alpha)p^2 + 3\alpha p}{4 + \alpha} \left[\left(\frac{2 - \alpha}{6}\right) - 1\right]$$

ce qui permet par récurrence d'écrire les formules suivantes :

$$\boxed{x_N = \left(\frac{2 - \alpha}{6}\right)^N x_0 - \frac{2(2 - \alpha)p^2 + 3\alpha p}{4 + \alpha} \left[\left(\frac{2 - \alpha}{6}\right)^N - 1\right]} \qquad (1)$$

ou encore :

$$x_N - \frac{2(2-\alpha)p^2 + 3\alpha p}{4+\alpha} = \left(\frac{2-\alpha}{6}\right)^N \cdot \left(x_0 - \frac{2(2-\alpha)p^2 + 3\alpha p}{4+\alpha}\right). \quad (2)$$

Ce mode de raisonnement nous a été proposé par M. le professeur Ph. L'HÉRITIER en remplacement d'une méthode de calcul plus lourde qui utilisait la récurrence entre les fréquences des différents types gamétiques.

Cette formule générale fait apparaître la valeur limite de l'équilibre panmictique :

$$\frac{2(2-\alpha)p^2 + 3\alpha p}{4+\alpha}.$$

Cette expression se réduit évidemment à p^2 lorsque a est nul.

On constate d'autre part, suivant la règle générale de la panmixie, que pour le passage d'une génération à la suivante, l'intervalle qui sépare le niveau des fréquences à une génération donnée du niveau d'équilibre décroît d'un facteur constant qui est ici $\frac{2-\alpha}{6}$.

On peut aussi noter que l'expression :

$$x - \frac{2(2-\alpha)p^2 + 3\alpha p}{4+\alpha}$$

a tout à fait la valeur d'un composant principal de la fréquence en calcul matriciel : (expression d'une fréquence génotypique qui est multipliée par un facteur constant à chaque passage de génération).

II. — Cas d'une population bi-allélique

Plaçons-nous dans le cas d'un gène représenté simplement dans la population par deux allèles A et a.

A une génération n donnée on peut définir la population en panmixie par les fréquences de ses différents types gamétiques :

$$x_N AA \qquad y_n Aa \qquad et\ z_n aa.$$

La population zygotique issue de cette constitution gamétique s'écrit :

$$x_n^2 A_4 + 2x_n y_n A_3 + (y_n^2 + 2x_n z_n) A_2 + 2y_n z_n A_1 + z_n^2 A_0.$$

Les expressions (1) et (2) nous permettent de suivre l'évolution de cette population.

On peut constater qu'en fonction de p fréquence de l'allèle A ou en fonction

du rapport u des fréquences de l'allèle A à l'allèle a, les formes d'équilibre des différents types gamétiques s'écrivent :

$$x_E = \frac{2(2-\alpha)p^2 + 3\alpha p}{4+\alpha} = \frac{(4+\alpha)u^2 + 3\alpha u}{(4+\alpha)(1+u)^2}$$

$$z_E = \frac{4+\alpha+p(\alpha-8)+2(2-\alpha)p^2}{4+\alpha} = \frac{4+\alpha+3\alpha u}{(4+\alpha)(1+u)^2}$$

$$y_E = \frac{4p(2-\alpha)(1-p)}{4+\alpha} = \frac{4u(2-\alpha)}{(4+\alpha)(1+u)^2}$$

La vitesse d'approche à chaque génération est évidemment de $\frac{2-\alpha}{6}$. La population n'atteint donc son équilibre théorique que très lentement, contrairement à ce qui se passe chez les diploïdes dans les conditions d'application de la loi de Hardy-Weinberg où l'équilibre est atteint en deux générations.

On constate en outre que la valeur de l'équilibre final ne dépend que des conditions de déroulement des méioses et de la fréquence initiale des allèles.

III. — Application à l'évolution d'un hybride simple

Supposons qu'après un travail d'homogénéisation par autofécondation d'une plante naturellement allogame, nous ayons obtenu deux lignées homozygotes pour le caractère conditionné par un facteur A, l'une des lignées possédant les allèles dominants et l'autres les allèles récessifs. Si nous réalisons le croisement entre ces deux lignées, nous pouvons suivre à l'aide des résultats précédents l'évolution de cet hybride lorsqu'on le multiplie en fécondation libre.

Les deux lignées ont des vigueurs et des fécondités comparables, on peut donc admettre que les fréquences des allèles A et a sont égales ($u = 1$).

La constitution de la population à une génération N s'écrit alors :

$$y_N = \frac{\alpha-2}{\alpha+4}\left[\left(\frac{2-\alpha}{6}\right)^N - 1\right]$$

$$x_N = -\frac{1}{2}\frac{\alpha-2}{\alpha+4}\left(\frac{2-\alpha}{6}\right)^N + \frac{\alpha+1}{\alpha+4}$$

$$z_N = -\frac{1}{2}\frac{\alpha-2}{\alpha+4}\left(\frac{2-\alpha}{6}\right)^N + \frac{\alpha+1}{\alpha+4}.$$

Si le nombre de générations n devient très grand, c'est-à-dire en pratique si cet hybride est constamment multiplié par voie sexuée et sans nouvelle sélection la population évolue vers l'équilibre suivant :

$$y_E = -\frac{\alpha-2}{\alpha+4}$$

$$x_E = \frac{\alpha+1}{\alpha+4}$$

$$z_E = \frac{\alpha+1}{\alpha+4}.$$

Indépendamment de la lenteur d'évolution vers l'équilibre, il est assez curieux de constater que chez un tétraploïde, la position du locus sur le chromosome et les modalités de déroulement de la méiose entraînent des modifications non seulement de la vitesse d'approche vers l'équilibre, mais aussi du niveau d'équilibre lui-même (fig. 6).

Nous envisagerons pour illustrer ceci les deux cas suivants :

1) $\alpha = 0$

La constitution gamétique de la population tend vers l'équilibre suivant :

$$\frac{1}{4}AA \quad \frac{1}{2}Aa \quad \frac{1}{2}aa$$

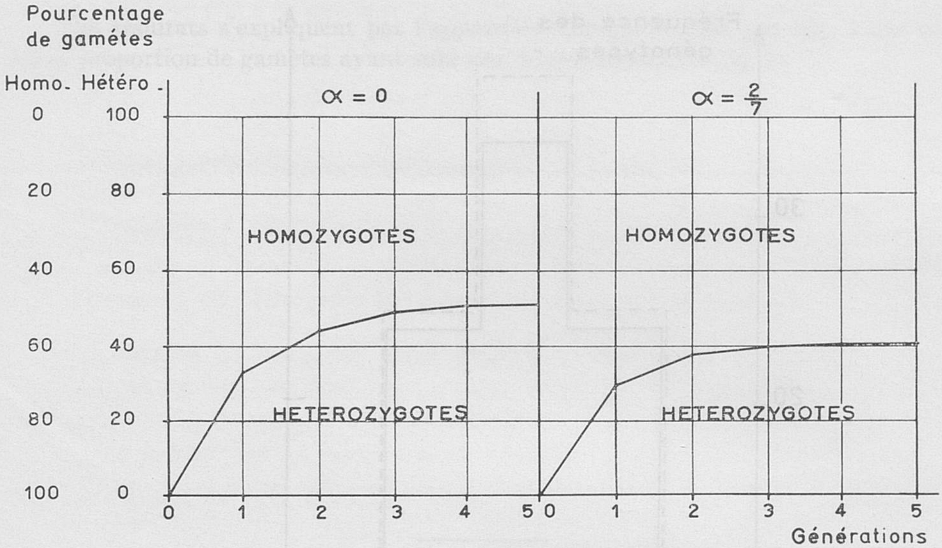


FIG. 6. — *Évolution des fréquences gamétiques en panmixie*

qui correspond aux proportions suivantes pour les génotypes :

$$\frac{1}{16}A_4 \quad \frac{1}{4}A_3 \quad \frac{3}{8}A_2 \quad \frac{1}{4}A_1 \quad \frac{1}{16}A_0$$

Cet équilibre n'est parfaitement atteint qu'après un nombre infini de générations en panmixie.

Mais si l'on admet qu'en pratique, on peut considérer qu'un équilibre est atteint lorsque la variation des fréquences gamétiques n'excède pas 1 pour 1 000 d'une génération à la suivante, cet équilibre pratique est obtenu après 5 générations de panmixie comme le montrent les fonctions suivantes :

$$y_E = -\frac{1}{2}\left(\frac{2}{6}\right)^N + \frac{1}{2}$$

$$x_E = \frac{1}{4}\left(\frac{2}{6}\right)^N + \frac{1}{4}$$

$$z_E = \frac{1}{4}\left(\frac{2}{6}\right)^N + \frac{1}{4}.$$

2) $\alpha = 2/7$

L'indice de séparation prend une valeur différente de zéro (nous choisissons la valeur caractéristique 2/7 à titre d'exemple).

Les constitutions gamétiques s'expriment alors de la façon suivante :

$$y_n = -\frac{2}{5}\left(\frac{2}{7}\right)^n + \frac{2}{5}$$

$$x_n = +\frac{1}{5}\left(\frac{2}{7}\right)^n + \frac{3}{10}$$

$$z_n = +\frac{1}{5}\left(\frac{2}{7}\right)^n + \frac{3}{10}$$

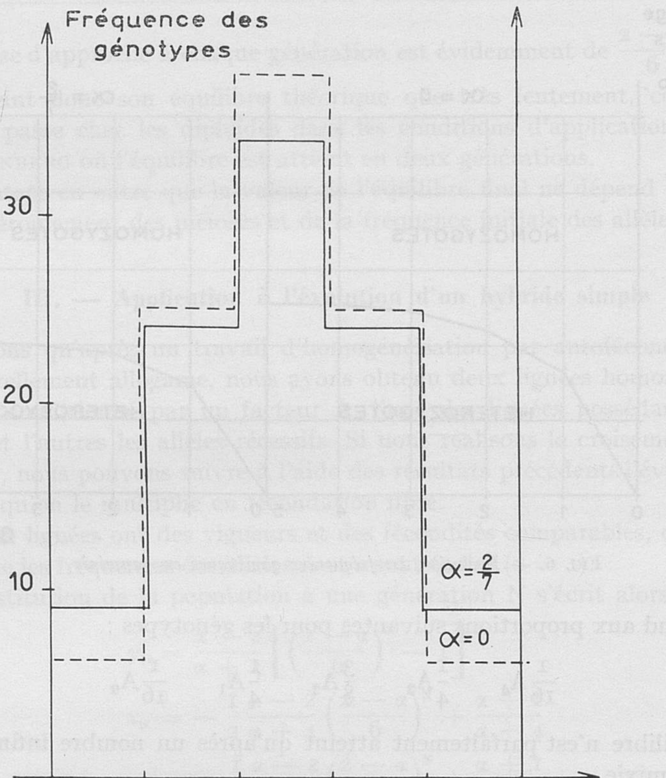


FIG. 7. — *Constitutions génotypiques à l'équilibre dans le cas d'une multiplication à partir d'un duplex*

L'état d'équilibre final est alors caractérisé par les proportions gamétiques suivantes :

$$\frac{3}{10}\,\mathrm{AA} \qquad \frac{4}{10}\,\mathrm{A}a \qquad \frac{3}{10}\,aa$$

ce qui correspond à la distribution génotypique suivante :

$$\frac{9}{100}\,\mathrm{A}_4 \qquad \frac{24}{100}\,\mathrm{A}_3 \qquad \frac{34}{100}\,\mathrm{A}_2 \qquad \frac{24}{100}\,\mathrm{A}_1 \qquad \frac{9}{100}\,\mathrm{A}_0.$$

La comparaison avec les expressions obtenues pour $\alpha = 0$ montre que dans le cas de caractères présentant une ségrégation indépendante du centromère, l'état d'équilibre est constitué par une proportion nettement plus élevée de types homozygotes (18 p. 100 au lieu de 12,5 p. 100).

	A_4	A_3	A_2	A_1	A_0
$\alpha = 0$	6,25	25	37,5	25	6,25
$\alpha = \frac{2}{7}$	9	24	34	24	9

Ces résultats s'expliquent par l'apparition, lorsque α n'est pas nul, d'une certaine proportion de gamètes ayant subi une double réduction (fig. 7).

CHAPITRE IV

ASPECT DE L'ÉVOLUTION DE L'ÉTAT HÉTÉROZYGOTE AU COURS DES GÉNÉRATIONS DE MULTIPLICATION D'UNE ESPÈCE ALLOGAME TÉTRAPLOÏDE

I. — Constitution d'une population pluriallélique

Pour une génération donnée d'une population tétraploïde se reproduisant en panmixie, à un locus où sont connus f états alléliques différents, les diverses structures gamétiques peuvent être rassemblées en deux catégories : les gamètes homozygotes et les gamètes hétérozygotes.

Les formules générales (1) et (2) chapitre III nous permettent d'analyser l'évolution de tels ensembles. Pour des raisons de simplification des développements et du nombre des paramètres, nous considérons en première approximation que l'indice α (caractéristique du déroulement de la méiose) est nul, et que la population est symétrique (c'est-à-dire que tous les allèles à un même locus ont des fréquences semblables). Ces deux restrictions n'entraînent d'ailleurs aucune modification majeure dans les conclusions finales.

L'expression (1) du chapitre III s'écrit alors :

$$x_{N+1} = \frac{1}{3} x_N + \frac{2}{3} p^2$$

nous avons de plus

$$p = \frac{1}{f}.$$

Et si P_N est la fréquence des gamètes homozygotes à une génération N, il s'ensuit que :

$$x_N = \frac{P_N}{f}.$$

Remarquons en outre que si y_n représente la fréquence d'un type de gamète hétérozygote nous avons :

$$y_N = \frac{1 - P_N}{C_f^2}.$$

L'expression (3) s'écrit donc ici :

$$P_{N+1} = \frac{1}{3f}(fP_N + 2)$$

ou encore :

$$P_{N+1} - P_N = \frac{2}{3f}(1 - fP_N).$$

II. — Évolution de la fréquence des gamètes homozygotes

Si on considère une population d'effectif suffisamment élevé pour que la dérive n'élimine aucun des f allèles, le sens de l'évolution des deux catégories gamétiques est défini une fois pour toutes et s'exprime de la manière suivante :

$$\Delta = P_{N+1} - P^N = \frac{2}{3f}(1 - fP_N)$$

La forme stable est évidemment $\frac{1}{f}$.

L'expression Δ est positive si $P_N < \frac{1}{f}$

est négative si $P_N > \frac{1}{f}$.

On pourrait d'ailleurs dire aussi, puisque la population est symétrique, que p^2 est la limite panmictique pour x_N et que les x suivent une fonction monotone croissante s'ils sont inférieurs à p^2, décroissante dans le cas contraire.

III. — Illustration dans le cas de quatre allèles différents à un locus donné

Ces 5 formes : quadruplex ou nulliplex, simplex ou triplex, duplex, trigénique et tétragénique produisent 10 types de gamètes : 4 types homozygotes *aa bb cc dd* et 6 types hétérozygotes. Nous pouvons tracer une courbe représentant l'intensité d'évolution vers l'équilibre panmictique dans le cas particulier où $f = 4$.

On a en effet dans ce cas :

$$P_{N+1} = \frac{1}{3}P_N + \frac{1}{6}$$

ou encore :

$$P_N = \left(P_0 - \frac{1}{4}\right)\left(\frac{1}{3}\right)^N + \frac{1}{4}.$$

Ce qui met bien en évidence la limite $\frac{1}{4}$ lorsque le nombre de générations augmente et la manière dont cet équilibre est atteint (fig. 6).

C'est ainsi que, dans une population constituée par :

$$\frac{1}{6}aabb + \frac{1}{6}aacc + \frac{1}{6}aadd + \frac{1}{6}bbcc + \frac{1}{6}bbdd + \frac{1}{6}ccdd,$$

Nous trouvons $\frac{1}{3}$ de gamètes homozygotes, c'est-à-dire un taux supérieur à

$\frac{1}{4}$, une telle population gamétique évoluera vers un équilibre contenant une plus forte fréquence de gamètes hétérozygotes.

Par contre, une population constituée de formes tétrageniques *abcd*, évoluera obligatoirement vers une diminution des gamètes hétérozygotes.

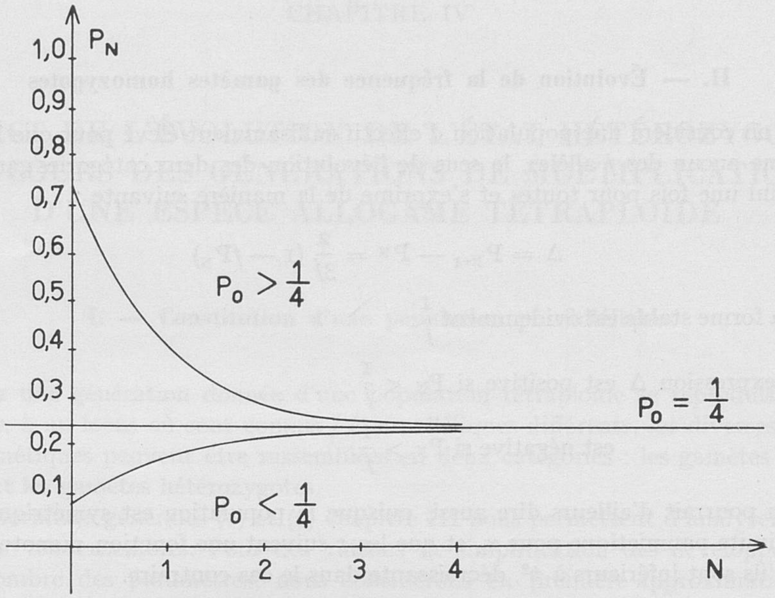


FIG. 8. — *Évolution de la fréquence des gamètes homozygotes P_N en fonction du nombre de générations N*

La courbe est tracée dans le cas particulier de 4 allèles différents au locus considéré

Dans le cas particulier de 4 allèles au même locus, on obtient les 35 génotypes suivants :

Formes	Génotypes	Fréquence de l'un des génotypes à une génération
4 quadruplex ou nulliplex	*aaaa bbbb cccc dddd*	x_N^2
12 triplex ou simplex	*aaab aaac aaad* *aaab accc addd bbbc* *bbbd bccc bddd cccd cddd*	$2x_N\,y_N$
6 duplex	*aabb aacc aadd* *bbcc bbdd ccdd*	$2x_N^2 + y_N^2$
12 trigéniques	*aabc abbc abcc abdd* *aabd abdd bccd acdd* *aacd cbbd accd bcdd*	$2x_N\,y_N + 2y_N^2$
1 tétragénique	*abcd*	$6y_N$

IV. — Évolution des génotypes

Nous n'avons envisagé jusqu'ici qu'une répartition des gamètes. En réalité il importe avant tout de s'assurer du parallélisme entre les proportions de gamètes homozygotes et le niveau d'homozygotie dans la population des génotypes qui leur correspond.

Si nous considérons ici 4 allèles différents *abcd* nous pouvons exprimer en fonction de P (proportion de gamètes homozygotes) les fréquences des différents génotypes.

Appelons ces fréquences :

y_1 pour les quadruplex et nulliplex ;

y_2 pour les simplex et triplex ;

y_3 pour les duplex ;

y_4 pour les trigéniques ;

y_5 pour les tétragéniques.

A partir du tableau donnant les différents génotypes et leur fréquence, nous tirons les expressions :

$$y_1 = \frac{P^2}{4}$$

$$y_2 = P - P^2$$

$$y_3 = \frac{11P^2 - 4P + 2}{12}$$

$$y_4 = \frac{-P_2 - P + 2}{3}$$

$$y_5 = \frac{P^2 - 2P + 1}{6}.$$

Nous étudierons ces cinq fonctions en faisant varier P de 0 à 1, ou (1-P) proportion des gamètes hétérozygotes de 1 à 0.

Nous rassemblerons ensuite globalement les 4 génotypes hétérozygotes sous la fonction :

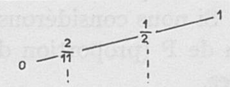
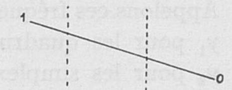
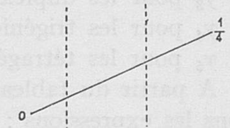
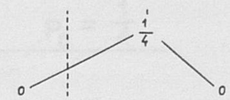
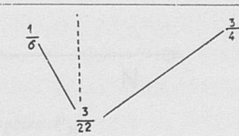
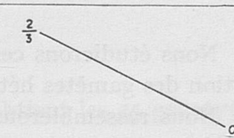
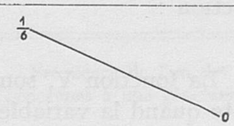
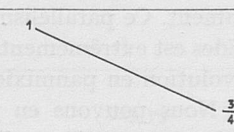
$$Y = y_2 + y_3 + y_4 + y_5.$$

La fonction Y, somme des génotypes hétérozygotes est constamment décroissante quand la variable (1-P) représentant les gamètes hétérozygotes décroît constamment. Ce parallélisme d'évolution des gamètes diploïdes et des génotypes tétraploïdes est extrêmement précieux car il permet la simplification de tous les problèmes d'évolution en panmixie.

Nous pouvons en particulier étendre au sens d'évolution des génotypes, les résultats apportés par l'expression (3) et schématisés dans le graphique (8).

1°) Si un ensemble d'individus qui vont entrer dans un système de reproduction panmictique possède, pour un gène donné, une structure suffisamment homozygote, au cours des générations successives de multiplication, la proportion des gamètes hétérozygotes va aller croissant vers une certaine limite atteinte asymptotiquement. Et par suite la composition zygotique de la population va suivre une évolution semblable se traduisant par une augmentation des génotypes hétérozygotes.

2°) Si au contraire les individus sont, à l'origine, très hétérozygotes pour le gène envisagé, la proportion des gamètes hétérozygotes, et parallèlement des génotypes, diminuera en tendant asymptotiquement vers un équilibre stable.

Fonction	Dérivée	Courbe de variation
P = proportion de gamètes hétérozygotes		
1 — P = proportion de gamètes hétérozygotes		
Quadruplex et nulliplex $y_1 = \frac{P^2}{4}$	$y'_1 = \frac{P}{2}$	
Simplex et triplex $y_2 = P - P^2$	$y'_2 = 1 - 2P$	
Duplex $y_3 = \frac{11P^2 - 4P + 2}{12}$	$y'_3 = \frac{11}{6} P - \frac{11}{3}$	
Trigéniques $y_4 = \frac{P^2 - P + 2}{3}$	$y'_4 = -\frac{2}{3} P - \frac{1}{3}$	
Tétragéniques $y_5 = \frac{P^2 - 2P + 1}{6}$	$y'_5 = \frac{2}{6}(P - 1)$	
Somme des hétérozygotes $y = 1 - \frac{P^2}{4}$	$Y' = -\frac{1}{2} - P$	

3°) L'utilisation de l'autofécondation avant la création d'hybrides, et leur multiplication sexuée a pour effet d'accroître la proportion de gamètes issus de types nulliplex et quadruplex, simplex et triplex, aux dépens de ceux issus de types duplex, trigéniques et tétragéniques.

La multiplication d'un hybride réalisé entre deux lignées fortement homozygotes entraînera généralement une augmentation de génotypes hétérozygotes.

Si on ne s'intéresse qu'à un seul locus, l'état d'équilibre final auquel on aboutit est cependant le même qu'on soit parti soit d'un ensemble initial d'individus où le degré d'homozygotie était faible, c'est-à-dire que P était inférieur à $1/f$ (f étant le nombre d'allèles), soit d'un ensemble fortement homozygote ($P > 1/f$). En pratique on se retrouve extrêmement près de l'asymptote après trois ou quatre générations de reproduction.

4°) Par contre, le nombre d'allèles f retenus dans la population d'origine intervient de façon très importante dans la détermination du niveau d'équilibre.

La proportion finale de gamètes homozygotes, pour un gène donné, est d'autant plus faible que le nombre d'allèles est plus élevé.

L'homogénéité d'une population en équilibre est donc avant tout fonction de la grandeur de l'échantillon d'origine et de l'hétérogénéité de sa structure génétique.

Dans la pratique, la population sur laquelle s'effectue le travail de sélection et d'observation étant obligatoirement d'effectif limité, chaque allèle est soumis à une dérive fortuite. Cette variation aboutit donc fatalement à l'élimination d'un certain nombre d'allèles.

CHAPITRE V

ÉTUDE DE LA STRUCTURE D'ENSEMBLE DU GÉNOME

I. — Introduction

Chaque fois que l'on s'intéresse à des études de génétique quantitative, pour lesquelles on peut penser que les unités géniques impliquées sont réparties sur tout l'ensemble du génome, la complexité de l'analyse constitue un facteur limitant.

On peut donc tenter, au lieu d'essayer d'extrapoler à n gènes les résultats valables à un locus, de considérer l'ensemble de la mécanique chromosomique en étudiant le devenir des fragments chromosomiques coupés et recombinés après les chiasmas et le crossing-over.

FISHER en 1949 avait indiqué les possibilités d'analyse par cette méthode, J. H. BENNETT a repris ces idées et en a donné l'analyse dans différents types de croisement. C'est à partir de leur travail que nous développerons les premiers paragraphes qui suivent.

Pour garder leur terminologie nous considérerons que le génome d'un individu se compose de parties chromosomiques hétérogènes qui ont eu pour origine différents chromosomes initiaux et de parties homogènes issues, elles, du même chromosome initial.

Nous appellerons jonction, le point d'un chromosome où s'est produit une rupture suivie de recombinaison.

II. — Distances chromosomiques et jonctions

On peut concevoir l'évolution des structures génétiques se faisant, fragment par fragment, par le jeu des crossing-over. Des loci très voisins ont alors une très faible probabilité d'être séparés par des jonctions.

Il est donc logique de reprendre cette fréquence des ruptures, déjà utilisée pour définir les longueurs chromosomiques, pour aborder la génétique quantitative sous l'angle d'une analyse d'ensemble du génome.

Puisque la formation d'une jonction sera déterminée par un crossing-over se produisant dans une zone hétérogène du génome parental, la production de jonction devient uniforme dans une métrique utilisant le Morgan comme unité.

III. — Application au cas d'un organisme diploïde

Envisageons tout d'abord les grandes lignes de la méthode dans le cas de l'autofécondation d'un organisme diploïde : considérons un organisme initial entièrement hétérogène et donnons-nous pour but le calcul de la longueur moyenne du segment conservé hétérogène de part et d'autre d'un point G :

Notre analyse nécessitera les calculs successifs suivants :

1) Détermination du taux de production de jonctions entre segments chromosomiques hétérogènes, à la gamétogenèse de chaque génération.

Au moment de la formation des gamètes de la $r^{\text{ième}}$ génération chez une espèce de longueur chromosomique L, la formation des jonctions sera déterminée par les chiasmas produits dans la zone hétérogène.

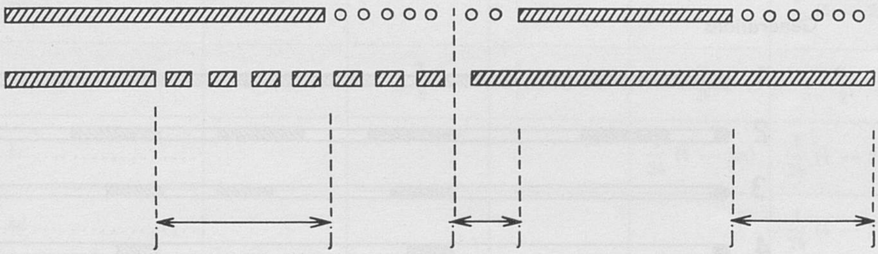


FIG. 9. — *Schéma de la structure d'un organisme diploïde dans une zone qui a accumulé 5 jonctions à la $n^{\text{ième}}$ génération*

Si on est parti d'un organisme entièrement hétérogène, il se forme donc, d'après la définition même du Morgan (en supposant qu'il n'y a pas interférence) :

$$2L\left(\frac{1}{2}\right)^r.$$

2) Une jonction formée entre des fragments chromosomiques différents sera alors transmise comme une mutation ponctuelle, c'est-à-dire que, par le hasard des ségrégations, elle peut très bien disparaître ou au contraire s'installer dans l'ensemble du génome et être fixée.

Nous calculerons donc la probabilité pour qu'une jonction formée à une génération r puisse se maintenir jusqu'à une génération n. Cette probabilité est :

$$\left(\frac{1}{2}\right)^{n-(r+1)}.$$

3) Le nombre de jonctions accumulées à la $n^{\text{ième}}$ génération sera donc donné par

$$\sum_{r=0}^{r=n-1} 2L\left(\frac{1}{2}\right)^r \cdot \left(\frac{1}{2}\right)^{n-r-1} = 2Ln\left(\frac{1}{2}\right)^{n-1}$$

Nous avons donc à ce moment un organisme dont la structure est du type donné par la figure 9.

4) Si pour exposer plus simplement la méthode, nous ne tenons pas compte des extrémités des paires chromosomiques et de leur structure, nous avons donc par unité de longueur hétérogène :

$$\frac{2nL\left(\frac{1}{2}\right)^{n-1}}{2L\left(\frac{1}{2}\right)^{n}} = 2n \text{ fragments.}$$

La longueur moyenne d'un fragment hétérogène sera donc approximativement :

$$\frac{1}{2n} \times 100 \text{ centimorgans.}$$

On peut donc, d'une manière sans doute très simplifiée, se faire l'idée suivante de l'évolution d'une paire chromosomique au cours des générations successives d'autofécondation (fig. 10).

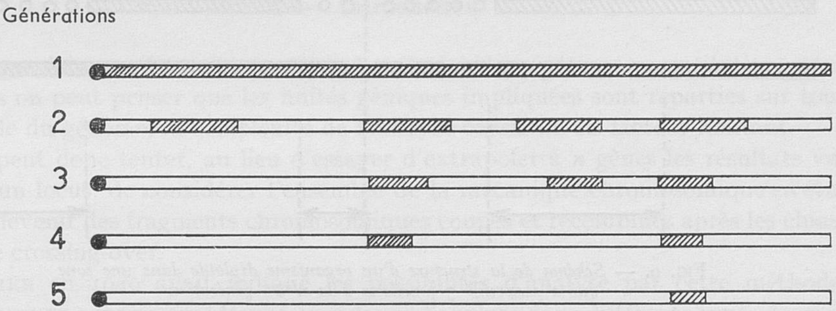


FIG. 10. — *Structure d'un chromosome de 200 centimorgans au cours des générations d'autofécondation*

Cas d'une paire chromosomique de 200 cM chez un individu diploïde reproduit en autofécondation.

Nombre de générations d'autofécondation	Longueur hétérogène en cM	Nombre de fragments par morgan hétérogène	Nombre de fragments réels	Longueur des fragments cM
1	200	2	4	50
2	100	4	4	25
3	50	6	3	16,66
4	25	8	2	12,5
5	12,5	10	1,25	10

IV. — Application aux organismes tétraploïdes

Caractéristiques matricielles dans le cas général

La forme d'état hétérozygote la plus complexe qui puisse se présenter chez un individu tétraploïde est la forme tétraallélique *abcd* où les quatre allèles en présence

Produits gamétiques ↓ / Génotypes →	*aaaa*	*aaab*	*aabb*	*aabc*	*abcd*
aa	1	$\frac{1}{8}(4+\alpha)$	$\frac{1}{6}(1+\alpha)$	$\frac{1}{6}(1+\alpha)$	$\frac{\alpha}{8}$
ab		$\frac{1}{8}(4-2\alpha)$	$\frac{1}{6}(4-2\alpha)$	$\frac{1}{12}(4-2\alpha)$	$\frac{1}{24}(4-2\alpha)$
ac				$\frac{1}{12}(4-2\alpha)$	$\frac{1}{24}(4-2\alpha)$
ad					$\frac{1}{24}(4-2\alpha)$
bb		$\frac{\alpha}{8}$	$\frac{1}{6}(1+\alpha)$	$\frac{\alpha}{8}$	$\frac{\alpha}{2}$
bc				$\frac{1}{24}(4-2\alpha)$	$\frac{1}{24}(4-2\alpha)$
bd					$\frac{1}{24}(4-2\alpha)$
cc				$\frac{\alpha}{8}$	$\frac{\alpha}{8}$
cd					$\frac{1}{24}(4-2\alpha)$
dd					$\frac{\alpha}{8}$

$$\left\| \begin{matrix} aaab_{n+1} \\ aabb_{n+1} \\ aabc_{n+1} \\ abcd_{n+1} \end{matrix} \right\| = \left| \begin{matrix} \frac{16-4\alpha^2}{32} & \frac{16+8\alpha-8\alpha^2}{36} & \frac{16+26\alpha-17\alpha^2}{72} & \frac{6-3\alpha^2}{12} \\ \frac{8-4\alpha+3\alpha^2}{32} & \frac{18-12\alpha+6\alpha^2}{36} & \frac{24-16\alpha+17\alpha^2}{96} & \frac{8-8\alpha+11\alpha^2}{48} \\ & & \frac{1}{2}-\frac{\alpha}{4} & \frac{8-2\alpha-\alpha^2}{12} \\ & & & \frac{4-4\alpha+\alpha^2}{24} \end{matrix} \right| \left\| \begin{matrix} aaab_{n} \\ aabb_{n} \\ aabc_{n} \\ abcd_{n} \end{matrix} \right\|$$

sont tous différents. On peut rencontrer des trigéniques *aabc*, des duplex *aabb*, des simplex ou triplex *aaab* et des nulliplex ou quadruplex *aaaa*.

Ces différents génotypes donnent les produits gamétiques suivants : (voir p. 54).

En autofécondation, la matrice de génération G qui en résulte s'écrit : (voir p. 54).

Les valeurs propres et les composants principaux de la fréquence correspondants sont alors :

$$\frac{1}{24}(2-\alpha)^2 \qquad C_1 = abcd$$

$$\frac{1}{2}\left(1-\frac{\alpha}{2}\right) \qquad C_2 = aabc + 2abcd$$

$$\frac{1}{6}(5-\alpha) \qquad C_3 = abcd + 5aabc + aabb + aaab$$

$$\frac{1}{24}(2-\alpha)^2 \qquad C_4 = (24 - 12\alpha + 9\alpha^2)aaab + (-32 - 16\alpha + 16\alpha^2)aabb + (8 - 20\alpha + 17\alpha^2)aabc.$$

A partir des équations précédentes, les différentes fréquences génotypiques peuvent s'écrire en fonction de ces composants principaux de la fréquence :

$$abcd = C_1$$

$$aabc = C_2 - 2C_1$$

$$aaab = \frac{1}{3(16-\alpha^2)}\left[C_1(48 - 24\alpha + 18\alpha^2) + C_2(-48 + 3\alpha^2) + C_3(8 + 4\alpha - 4\alpha^2) + C_4\right]$$

$$aabb = \frac{1}{4(16-\alpha^2)}\left[C_1(16 + 24\alpha - 22\alpha^2) - C_2(32 - 2\alpha^2) + C_3(8 - 4\alpha + 3\alpha^2) - C_4\right]. \quad (5)$$

Nous adopterons la terminologie suivante :

$\underset{o}{abcd}$ et $\underset{n}{abcd}$ signifiant la fréquence d'individus tétraalléliques à la génération initiale o et à la génération n respectivement.

2°) Les jonctions a une génération n

Considérons une génération initiale o, nous partons d'un individu pris dans une population naturelle se reproduisant en allogamie. Nous supposerons en première approximation que cet individu présente une hétérogénéité maximum, c'est-à-dire que les constitutions des quatre chromosomes homologues ne comportent que des formes alléliques différentes.

Nous suivrons le même processus que dans le cas des diploïdes.

1) Détermination du taux de production de jonctions entre segments chromosomiques hétérogènes à la méiose de chaque génération.

Nous devons essayer de déterminer la longueur chromosomique hétérogène.

A une génération r pour un locus occupé par quatre formes alléliques $abcd$, les types hétérozygotes ont les fréquences suivantes :

$$\underset{r}{aaab} \quad \underset{r}{aabb} \quad \underset{r}{aabc} \quad \underset{r}{abcd}$$

Dans l'autofécondation de ces divers génotypes les proportions de paires hétérogènes fournies sont :

6/6 pour *abcd* ;
5/6 pour *aabc* ;
4/6 pour *aabb* ;
3/6 pour *aaab*.

Dans une région donnée dx des quatre nouveaux chromosomes constituant l'individu de $(r + 1)$ ième génération, la probabilité de formation des jonctions doit donc être multipliée par les proportions respectives de paires gamétiques hétérogènes (fig. 11).

On a donc :

$$4\left(\frac{6}{6}\underset{r}{abcd} + \frac{5}{6}\underset{r}{aabc} + \frac{4}{6}\underset{r}{aabb} + \frac{3}{6}\underset{r}{aaab}\right)dx.$$

La longueur chromosomique n'ayant encore subi aucune jonction jusqu'à cette génération, ou autrement dit, le taux de nouvelles jonctions effectivement formées, est alors le coefficient par lequel est multiplié $(\underset{o}{abcd})$ dans cette expression.

Ceci nous donne $\frac{4}{6}\underset{n}{C_3}$

où C_3 est un des composants principaux de la fréquence correspondant à la racine $\frac{1}{6}(5 - \alpha)$.

Le terme principal dans cette expression est :

$$4\left[\frac{1}{6}(5 - \alpha)\right]^r dx \qquad (8)$$

2) Probabilité pour une jonction formée à une génération 1 de subsister jusqu'à une génération n

Une jonction produite à la $r^{\text{ième}}$ génération peut être considérée comme une mutation ponctuelle apparue sur un type homozygote *aaaa*.

Au cours des générations qui séparent r de n cette jonction peut, soit disparaître par ségrégation, soit se maintenir dans des individus de structure allélique simplex ou duplex.

La probabilité pour cette jonction *aaab* de se maintenir jusqu'à la $n^{\text{ième}}$ génération est le coefficient de

$$\underset{r}{aaab} \quad \text{dans} \quad \underset{n}{aaab} + \underset{n}{aabb}$$

ou encore de

$$\underset{0}{aaab} \quad \text{dans} \quad \underset{n-r}{aaab} + \underset{n-r}{aabb}$$

La valeur de ce coefficient est facile à calculer :

$$\frac{1}{12(16 - \alpha)^2}\left\{\left(\frac{5 - \alpha}{6}\right)^{n-r} \cdot 3(56 - 4\alpha - 7\alpha^2) + \left[\frac{1}{24}(2 - \alpha)^2\right]^{n-r}(24 - 12\alpha + 9\alpha^2)\right\}. \qquad (9)$$

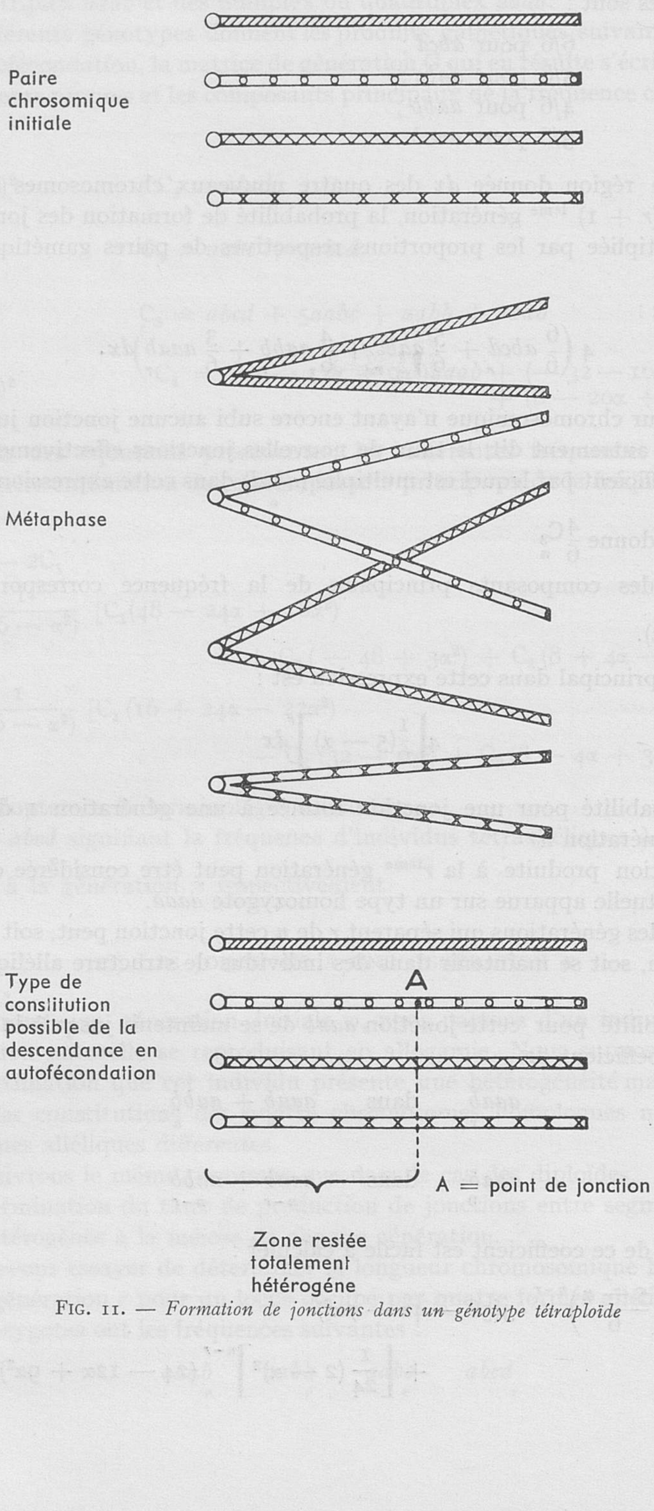


FIG. 11. — *Formation de jonctions dans un génotype tétraploïde*

3) Le nombre de jonctions accumulées à la $n^{\text{ième}}$ génération sera donc donné par la somme des produits (8) × (9)

$$\sum_{r=0}^{r=n} 4\,\frac{(5-\alpha)^r}{6}\cdot\frac{1}{12(16-\alpha^2)}\left\{\left(\frac{5-\alpha}{6}\right)^{n-r}\cdot 3(56-4\alpha-7\alpha^2) + \left[\frac{1}{24}(2-\alpha)^2\right]^{n-r}(24-12\alpha+9\alpha^2)\right\}dx. \qquad (10)$$

ce qui donne :

$$\frac{n}{16-\alpha^2}(56+4\alpha-7\alpha^2)\left(\frac{5-\alpha}{6}\right)^n dx. \qquad (11)$$

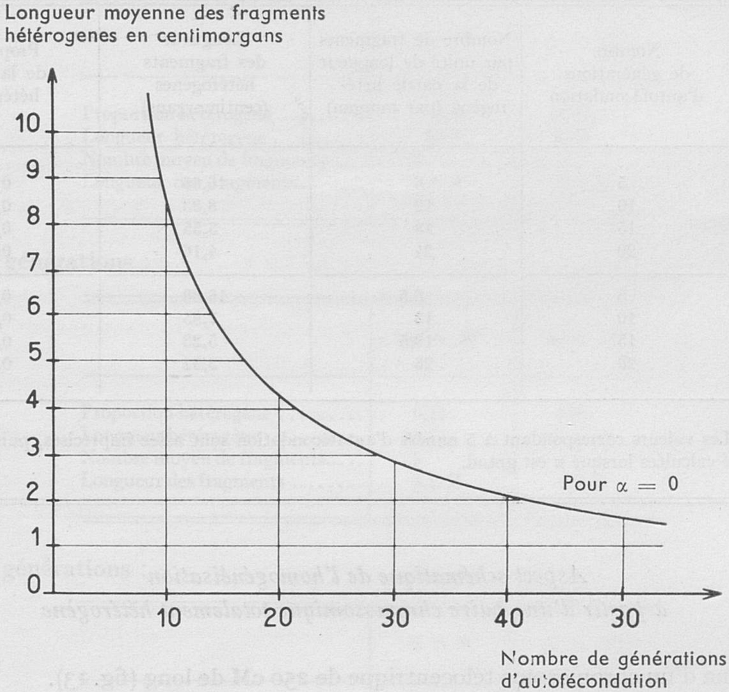


FIG. 12. — *Évolution des longueurs hétérogènes chez un individu se reproduisant en autofécondation*

4) On peut ramener ceci à la longueur chromatique encore hétérogène après n générations d'autofécondation.

Cette longueur nous est donnée par le coefficient de $(abcd)_o$ dans :

$$(abcd_n + aabc_n + aabb_n + aaab_n)\,dx. \qquad (12)$$

Ce coefficient réduit à son terme principal s'écrit :

$$\frac{1}{2(16-\alpha^2)}\cdot\left(\frac{5-\alpha}{6}\right)^n\cdot(56+4\alpha-7\alpha^2)\,dx. \qquad (13)$$

Chaque secteur hétérogène se trouve limité par deux jonctions, le nombre moyen de fragments par unité de longueur de la partie hétérozygote est donc lorsque n est grand, égal au demi-quotient de (11) par (13), c'est-à-dire :

$$\frac{6n}{5 - 2\alpha}.$$

La longueur moyenne des fragments, exprimée en centimorgans est donc :

$$100 \cdot \frac{5 - 2\alpha}{6n} \text{ cM}.$$

	Nombre de générations d'autofécondation	Nombre de fragments par unité de longueur de la partie hétérogène (par morgan)	Longueur des fragments hétérogènes (centimorgans)	Proportion de la partie hétérogène
$\alpha = 0$	5	6	16,66	0,55
	10	12	8,33	0,28
	15	18	5,55	0,11
	20	24	4,16	0,04
$\alpha = 2/7$	5	6,5	16,33	0,52
	10	13	7,85	0,16
	15	19,5	5,23	0,05
	20	26	3,92	0,01

N.-B. : Les valeurs correspondant à 5 années d'autofécondation sont assez imprécises, puisque les formules ont été calculées lorsque n est grand.

Aspect schématique de l'homogénéisation
à partir d'une paire chromosomique totalement hétérogène

Schéma d'un chromosome télocentrique de 250 cM de long (fig. 13).

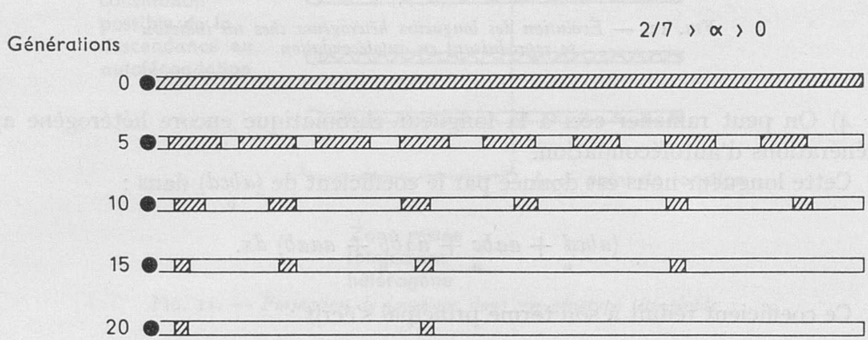


FIG. 13. — *Structure d'un chromosome de 250 centimorgans d'une espèce tétraploïde qui se produit en autofécondation*

Après 5 générations d'autofécondation :

	$\alpha = 0$	$\alpha = 2/7$
Proportion hétérogène	0,55	0,52
Longueur hétérogène	135cM	130cM
Nombre moyen de fragments....	8	9
Longueur des fragments	16,6cM	16,3cM

Après 10 générations :

	$\alpha = 0$	$\alpha = 2/7$
Proportion hétérogène	0,28	0,16
Longueur hétérogène	70cM	40cM
Nombre moyen de fragments	8	5
Longueur des fragments........	8,3cM	7,8cM

Après 15 générations :

	$\alpha = 0$	$\alpha = 2/7$
Proportion hétérogène	0,11	0,05
Longueur hétérogène	28cM	12,5cM
Nombre moyen de fragments.....	5	2
Longueur des fragments	5,5cM	5,2cM

Après 20 générations :

	$\alpha = 0$	$\alpha = 2/7$
Proportion hétérogène	0,05	0,01
Longueur hétérogène	10cM	2,5cM
Nombre moyen de fragments.....	2,4	0,8
Longueur des fragments	4,2cM	3,9cM

3) La structure chez les hybrides

L'étude de la vigueur des hybrides est étroitement liée comme nous le verrons à leur hétérozygotie, on conçoit donc tout l'intérêt de l'analyse des constitutions des lignées parentales qui vont être croisées pour donner un hybride.

Dans l'hypothèse du croisement entre deux parents d'origine génétique essentiellement différente, les parties homogènes homologues chez les deux parents donneront une structure duplex, les parties homogènes chez l'un et hétérogènes chez l'autre

donneront des structure trigéniques. Les parties hétérogènes homologues pourront aboutir à des fragments tétragéniques.

L'étude des jonctions permettant l'analyse de structure chez les parents permet de se faire une idée de la constitution de l'hybride, mais dans le remaniement qui suit l'hybridation deux éléments nouveaux interviennent :

1) Les probabilités d'homologie entre zones homogènes ou zones hétérogènes chez les parents, déterminent le nombre des fragments et la répartition des différentes structures de l'hybride.

Si pour une zone chromosomique donnée n et n' sont les nombres de fragments des parents et si p et p' sont leurs proportions de chromatine hétérogène, l'hybride simple réalisé par croisement entre ces parents, aura d'après ce que nous avons vu précédemment un nombre de zones tétrageniques (c'est-à-dire entièrement hétérogènes) défini par :

$$\frac{n + n'}{2}(p + p').$$

2) La proportion de chromatine hétérogène aura comme valeur minimum chez cet individu hybride le produit des proportions de ses deux parents c'est-à-dire : pp'.

Ces éléments nous permettent donc de schématiser la structure des différents hybrides possibles et d'étudier leur vigueur (cf. chapitres VI et VII).

Si pour illustrer ceci, nous nous intéressons à la distributions des zones tétrageniques chez l'hybride entre une I_{10} et une I_{15} (lignées ayant subi respectivement 10 et 15 générations d'autofécondation) dans une paire chromosomique de 250 cM de long, la situation est approximativement la suivante :

	I_{10}	I_{15}
Proportion hétérogène	0,28	0,11
Longueur hétérogène	70cM	28cM
Nombre moyen de fragments....	8	5
Longueur moyenne des fragments	8,3cM	5,5cM

On retrouvera alors chez l'hybride un nombre moyen de fragments tétrageniques

$$\frac{8 + 5}{2} \times 0{,}39 = 2{,}5$$

et une proportion de loci tétrageniques de : 3,1 p. 100.

Les fragments auront donc approximativement 3,1 cM de long.

Remarque : Il est bien évident que ces résultats n'ont qu'une valeur statistique et approximative. Ils suffisent cependant à concrétiser un peu les remaniements génétiques produits par l'hybridation.

CHAPITRE VI

LA VIGUEUR DES HYBRIDES

I. — Considérations générales sur la structure hétérozygote d'une population

L'étude des jonctions nous amène à considérer la structure de l'ensemble d'un génome. Si l'on faisait abstraction des liaisons mécaniques ou fonctionnelles, qui relient les uns aux autres les différents loci d'un chromosome, la garniture chromosomique d'un individu tétraploïde pris dans son ensemble pourrait être schématisée (fig. 14) en ne tenant compte que des proportions relatives des structures tétragéniques trigéniques, duplex, simplex (ou triplex), quadruplex (ou nulliplex).

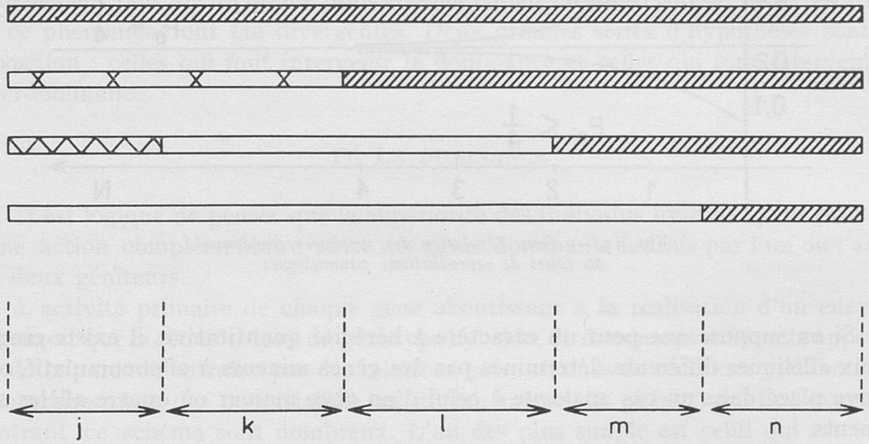


FIG. 14. — *Structure schématique d'un génotype tétraploïde*

Chaque ensemble de même structure évoluerait alors statistiquement de manière analogue au cours des générations successives, dans un système donné de reproduction. On peut même envisager un regroupement de l'ensemble des génomes de plusieurs individus. Les valeurs d'un certain nombre de paramètres j, k, l, m, n, représentant respectivement les proportions de loci tétragéniques, trigéniques, duplex, simplex, nulliplex sont alors des caractéristiques de la population considérée. Cette conception est évidemment assez abstraite mais semble constituer une approxima-

tion valable, dans une étude où la variable intéressante est le niveau d'hétérozygotie ou d'homozygotie d'une population dans son ensemble.

Si nous appelons p la proportion d'homogyzotie et q la proportion d'hétérozygotie dans les gamètes d'une population, les expressions suivantes nous donnent les relations gamètes-zygotes.

$$p = n + \frac{1}{2}m + \frac{1}{3}l + \frac{1}{6}k$$

$$q = \frac{1}{2}m + \frac{2}{3}l + \frac{5}{6}k + j$$

$$p + q = 1.$$

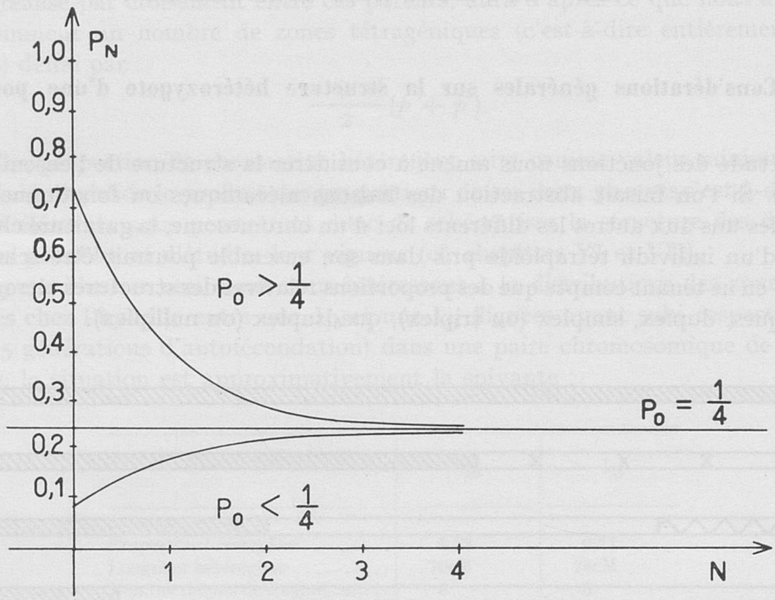


FIG. 15. — *Sens d'évolution des structures gamétiques au cours de reproductions panmictiques*

Si on suppose que pour un caractère à hérédité quantitative, il existe cinq niveaux alléliques différents déterminés par des gènes mineurs à effet cumulatif, on se trouve placé dans un cas analogue à celui d'un gène majeur où quatre allèles sont présents.

D'après nos résultats précédents, dans un cycle de reproduction panmictique, la population gamétique subira une évolution vers un niveau plus hétérozygote si :

$$n + \frac{1}{2}m + \frac{1}{3}l + \frac{k}{6} > \frac{1}{f}$$

où f = nombre d'allèles différents.

Les valeurs de j k l m n sont conditionnées par l'intensité plus ou moins grande de consanguinité subie par les divers constituants de la population d'origine.

Envisageons le cas d'une plante récoltée dans la nature, entièrement hétérozygote pour f loci indépendants.

Le processus normal d'amélioration d'une telle plante consiste à la soumettre à un certain nombre de générations de croisements consanguins (autofécondations si possibles) pour en obtenir une descendance plus homogène et analyser son contenu génique. On fait subir ensuite à cette descendance une fécondation croisée.

L'évolution de la structure d'une telle descendance dépend évidemment de l'intensité de consanguinité qu'on lui a imposée au départ.

La population des gamètes suit une évolution représentée par la courbe (fig. 15) et nous avons vu que les génotypes suivront des variations analogues.

Plus la consanguinité est poursuivie longtemps, et plus la population manifeste une évolution marquée pendant les premières générations de panmixie.

Cette manifestation, à priori, un peu spéciale, de l'hétérosis chez des individus polyploïdes, ne peut être expliquée qu'en fonction des différentes hypothèses sur la vigueur hybride.

II. — Fondements génétiques de la vigueur hybride

Shull signalant les effets de la vigueur hybride a proposé pour la première fois en juillet 1914, dans une conférence à Göttingen, le terme hétérosis. Il ajoutait : « Je pense que l'hétérosis n'est pas un phénomène simple mais une série complexe de phénomènes pour lesquels aucune cause simple ni aucun mécanisme simple ne peut être présenté comme explication générale. »

Qu'il existe une réelle relation entre l'état hybride et la vigueur, cela ne fait actuellement plus aucun doute. Mais comme l'avait pressenti Shull, les explications de ce phénomène ont été divergentes. Deux grandes séries d'hypothèses sont en opposition : celles qui font intervenir la dominance et celles qui font intervenir la superdominance.

1°) La dominance

Il est logique de penser que la supériorité des individus hybrides peut provenir d'une action complémentaire entre des gènes dominants fournis par l'un ou l'autre des deux géniteurs.

L'activité primaire de chaque gène aboutissant à la réalisation d'un enzyme, on conçoit que la réunion dans un génotype hybride, de dominants différents apportés par deux parents, entraîne par des relations entre chaînes de réactions métaboliques un accroissement des potentialités au niveau même du phénotype. Les exemples illustrant ce schéma sont nombreux. L'un des plus simple est celui qui est founi par Keeble et Pellew chez le Pois.

Lorsqu'on croise un pois à tige épaisse et entre-nœuds courts par un pois à tige mince et entre-nœuds longs on obtient une F1 vigoureuse et en F2 une disjonction où réapparaissent des types vigoureux à tiges fortes et à entre-nœuds longs. Il s'agit ici simplement de la coopération de deux gènes T t et L l. Le croisement s'écrit :

$$\mathrm{T\,T}\,l\,l \times t\,t\,\mathrm{L\,L}$$

On peut évidemment dans un cas aussi simple trouver en F2 des plantes homozygotes pour les deux caractères dominants sans qu'il soit nécessaire de maintenir

l'état hybride. Mais en fait, la plupart des caractères complexes qui interviennent dans l'expression de la vigueur sont le résultat des actions et des interactions d'un grand nombre de gènes et il est statistiquement très peu probable d'obtenir, même après une longue période de consanguinité étroite, l'état homozygote favorable pour l'ensemble de ces gènes.

Dans cette hypothèse de la dominance, les combinaisons hétérozygotes chez l'hybride pourraient donc apporter un surcroît de vigueur, par réalisation de structures complémentaires pour des gènes dominants affectant favorablement la croissance. Ceci impliquerait que la plupart des caractères favorables sont dominants sur les défavorables. Cette hypothèse est assez logique puisque la sélection naturelle doit généralement tendre à faire disparaître les mutations dominantes défavorables. On sait, d'ailleurs, que dans les populations naturelles sont contenues un grand nombre de récessifs létaux. Dans des populations de Drosophiles collectées dans la nature, tous les individus contiennent au moins un gène létal, et aucune famille ne peut survivre en consanguinité étroite. Il suffit, par exemple, de se reporter aux travaux de DOBSHANSKY sur *Drosophila pseudoobscura*.

Évidemment cette conception un peu schématique de la vigueur hybride impliquerait en toute rigueur qu'il y a additivité simple entre gènes, sans relations d'épistasie, que les gènes sont indépendants, de telle manière qu'un récessif défavorable ne soit pas entraîné par linkage étroit avec un dominant avantageux.

Dans la réalité, on sait que les choses se révèlent infiniment plus complexes. Il est nécessaire ici de bien préciser les domaines pour lesquels cette hypothèse de la dominance doit, à priori, convenir.

Nous devons pour ceci, rappeler que les gènes dominants ne sont naturellement favorisés que s'ils constituent un avantage sélectif. Cette valeur sélective dans la nature, n'est pas systématiquement assimilable à la vigueur, au sens humain du terme. Prenons le cas des graminées : il est très probable que le rendement en graines constitue un avantage sélectif dans la nature, et peut-être dans le cas de sélection artificielle par l'homme la mesure de vigueur utilisée. Il est beaucoup moins sûr que la vigueur, exprimée en rendement fourrager soit dans les conditions naturelles de surpâturage un facteur avantageux ; seuls seront favorisées les plantes pauvres en feuilles, à port étalé, à développement lent qui accompliront leur cycle de reproduction quand les troupeaux auront migré plus loin.

2°) LA SUPERDOMINANCE

Cette théorie a pour principe la supériorité de la structure hétérozygote en elle-même. Au niveau génique l'hétérozygote serait supérieur à l'un et l'autre des deux génotypes homozygotes. SHULL et EAST (1936) ont été les premiers à exprimer cette hypothèse. Ils imaginèrent une série d'allèles, les fonctions de chacun d'entre eux se cumulant. L'effet cumulatif était d'autant plus intense que les fonctions des allèles étaient plus distinctes. Il est remarquable de constater qu'en 1936 tout ceci était purement hypothétique.

Dans ce domaine il est toujours très difficile d'interpréter les résultats expérimentaux et de tirer des conclusions décisives. Une supériorité du génotype hétérozygote pourrait être expliquée de diverses manières :

— dans certains cas l'état hétérozygote peut sembler avantageux à un niveau phénotypique donné, alors qu'une analyse plus intime de l'effet génique amène à la conclusion, aux niveaux géniques, de simples phénomènes de dominance. C'est ainsi qu'une mesure de surface foliaire pourrait illustrer un effet de superdominance si l'on ne prenait la précaution de vérifier que les deux dimensions linéaires qui caractérisent cette surface obéissent à un mécanisme de dominance classique. La superdominance n'existait donc ici qu'à un certain niveau phénotypique.

— au niveau de l'action primaire du gène il pourrait cependant exister une véritable superdominance : certaines enzymes ayant un optimum d'action pour un seuil de concentration bien déterminé au-delà duquel leur efficacité diminue, on peut penser que la dose de substrat intermédiaire produite par l'hétérozygote correspond dans certains cas, à cette meilleure concentration de l'enzyme.

— on peut aussi envisager que les deux allèles dans l'état hétérozygote produisent deux enzymes très voisines à même groupement prosthétique mais dont les protéines diffèrent par un ou plusieurs acides aminés. Il faut alors supposer que ces deux enzymes venant, soit de vrais allèles, soit d'hétéroallèles, interviennent de manière un peu différente sur la chaîne de réaction aboutissant à l'effet phénotypique et confèrent à l'hétérozygote certains avantages. Comme l'a noté J. B. S. HALDANE, deux enzymes légèrement distinctes permettairent de mieux utiliser un substrat mixte.

« On peut imaginer des raisons possibles à la supériorité des hétérozygotes : une enzyme biochimiquement homogène peut présenter un optimum très strict pour les conditions de pH, d'équilibre ionique, etc. Une paire de deux enzymes analogues pourra fonctionner dans une zone moins étroite. Il se trouve que, d'après les travaux de GILLESPIE, JERMYN et WOODS (1952) un certain nombre d'enzymes sont des mélanges de plusieurs constituants que l'on peut séparer en utilisant un champ électrique. La possession d'une semblable enzyme complexe serait, en fait, avantageuse pour un organisme appelé à subir des conditions extérieures variées ou possédant des tissus différenciés dans des directions chimiques diverses » (J. B. S. HALDANE 1952).

Il se pourrait d'ailleurs qu'entre ces enzymes et des produits géniques primaires (vitamines) se réalisent des synergies pour des effets favorables ou des antagonismes entre réactions nocives, cet ensemble d'interactions entraînant pour le génotype hétérozygote un meilleur métabolisme. Le grand nombre de possibilités qu'offrent les sites d'un cistron, à la fois par les légères différences qualitatives ou quantitatives qui les caractérisent, suscite de nombreuses explications biochimiques de la superdominance. Il n'est pas invraisemblable, comme nous le verrons plus loin, que les autopolyploïdes constituent un bon matériel d'étude du phénomène qui très probablement ne relève que d'actions géniques tout à fait normales. Il convient de noter ici un très bel exemple d'hétérosis chez l'homme. Les hémoglobines humaines comprennent des formes anormales, en particulier celle qui entraîne l'anémie drépanocytaire conditionnée par le gène S à l'état homozygote : anémie grave souvent mortelle. Les hétérozygotes sont dits porteurs du « trait » et ne se distinguent par aucun symptôme très net in vivo. La drépanocytose est rencontrée chez la race noire, parfois avec une fréquence très élevée, puisqu'on trouve certaines tribus de l'Uganda où les porteurs du trait constituent 45 p. 100 de la population. Cette très haute fréquence ne peut s'expliquer qu'en admettant un avantage sélectif très net de l'état

hétérozygote. En 1951 Allison apporta la preuve de ce fait en montrant que les porteurs du trait possédaient une très bonne résistance à la malaria. On trouve donc ici un cas concret de supériorité de l'état hétérozygote dû très probablement à une richesse biochimique plus grande de l'individu possédant deux allèles au lieu d'un seul.

Un exemple analogue où l'hétérozygote possède les qualités cumulées des deux homozygotes, est donné par la résistance à la rouille du lin. L'hybride entre deux lignées caractérisées chacune par sa résistance à une race différente de rouille, est résistant aux deux races (Flor.) Avec les tests classiques ces deux facteurs de résistance se comportent comme des allèles vrais.

L'importance attribuée par les généticiens à ce phénomène d'hétérosis n'a donc pas pour origine la recherche de mécanismes génétiques de nature très spéciale. En fait c'est au moment de l'application de nos connaissances génétiques à l'amélioration du rendement et de la vigueur, que s'est posée la question de l'explication de l'hétérosis. Il importait en premier lieu, de déterminer dans le cas précis de l'amélioration du rendement d'une plante, la part de vigueur qui revenait à des éléments fixables, c'est-à-dire à des gènes majeures en petit nombre, et la part réalisée par la structure hybride en elle-même.

III. — La vigueur hybride chez les tétraploïdes

Les manifestations extérieures d'hétérosis sont sensiblement comparables chez les diploïdes et chez les tétraploïdes, et l'origine même des structures tétraploïdes autorise de fortes présomptions pour une identité des mécanismes qui au niveau génique ou chromosomique conditionnent la vigueur hybride.

Un polyploïde est cependant beaucoup plus riche en types hétérozygotes non équivalents : simplex, duplex, trigéniques et tétragéniques chez un tétraploïde par exemple. On doit noter, à ce sujet, que dans maints cas où l'analyse d'un gène est poussée un peu loin, on met généralement en évidence l'existence de plus de deux allèles, voire la décomposition d'un locus en plusieurs sites occupés par des hétéroallèles. La présence des formes tri et tétragéniques n'est donc pas un événement rare.

Dans l'hypothèse de la théorie de la dominance, la vigueur hybride apportée par les effets cumulatifs et complémentaires de gènes à dominance simple ne devrait faire apparaître aucune différence de comportement entre les différents niveaux de complexité des hétérozygotes. Par contre dans le cadre de la théorie de la superdominance, les plantes tétraploïdes malgré leur complexité, se révèlent un instrument d'analyse de choix.

On peut en effet supposer en reprenant les idées de Shull et East ((1936) que plusieurs allèles vrais, à fonction légèrement divergente se rencontrent au même locus sans qu'il y ait dominance totale de l'un sur l'autre, les produits primaires fabriqués ayant simplement des rôles complémentaires ou additifs.

Dans cette hypothèse, il devient très vraisemblable que le tétragénique puisse être avantagé par rapport aux tri et digéniques. Ceci se traduit schématiquement de la manière suivante :

$$abcd > aabc > abbb \text{ ou } aabb \text{ ou } aaab > aaaa$$

Avant d'entrer plus avant dans l'analyse des conséquences de l'une ou l'autre de ces théories, on peut admettre que chez les tétraploïdes, comme chez les diploïdes,

l'amplitude de l'hétérosis est proportionnelle au niveau moyen d'hétérozygotie de l'individu, ou même globablement, de la population, puisqu'en première approximation on peut considérer que les gènes mineurs intervenants dans la vigueur sont répartis de façon à peu près régulière sur l'ensemble du génome.

IV. — Hétérozygotie moyenne dans une population tétraploïde
(Sens de l'évolution de la structure d'ensemble d'une population)

Puisqu'il apparaît que la vigueur d'un individu n'est généralement pas déterminée par quelques loci à effet marquant, mais plutôt par la structure de l'ensemble du génome, il convient de donner une place importante à des notions telles que l'hétérozygotie moyenne, ou la consanguinité moyenne dans une population.

Supposons, par exemple, qu'un ensemble totalement tétragénique, c'est-à-dire ayant atteint un maximum de vigueur imputable à l'hétérozygotie soit soumis à des autofécondations successives. L'étude des jonctions nous permet de suivre au cours des générations, la diminution de chromatine hétérogène. On peut supposer, s'il n'apparaît pas de tares létales, que la diminution de vigueur va suivre une courbe sensiblement correspondante (fig. 12).

Un échantillon issu d'une population naturelle chez une espèce qui se reproduit en panmixie, est très fortement hétérozygote. Nous prendrons le cas extrême (assez improbable d'ailleurs) d'une hétérozygotie totale.

Si nous soumettons cet ensemble à des autofécondations artificielles, l'évolution des structures est définie dans les éléments de la matrice intervenant dans l'étude des jonctions et prend les formes simples suivantes (nous supposons que $\alpha = 0$).

Valeurs propres	Composants principaux
—	—
1/6	$C_1 = abcd$
1/2	$C_2 = aabc + 2(abcd)$
5/6	$C_3 = 6(abcd) + 5(aabc) + 4(aabb) + 3(aaab)$
1/6	$C_4 = 24(aaab) - 32(aabb) + 8(aabc)$

d'où on tire les fonctions d'évolution de chaque structure, à partir de l'échantillon défini initialement :

$$(\text{tétrageniques})_n = \left(\frac{1}{6}\right)^n$$

$$(\text{trigéniques})_n = 2\left(\frac{1}{2}\right)^n - 2\left(\frac{1}{6}\right)^n$$

$$(\text{duplex})_n = \frac{1}{4}\left(\frac{1}{6}\right)^n - \left(\frac{1}{2}\right)^n + \frac{3}{4}\left(\frac{5}{6}\right)^n$$

$$(\text{simplex})_n = \left(\frac{1}{6}\right)^n - 2\left(\frac{1}{2}\right)^n + \left(\frac{5}{6}\right)^n$$

$$(\text{nulliplex})_n = 1 - \frac{7\cdot(5)^n + 1}{4\cdot(6)^n} - \left(\frac{1}{2}\right)^n.$$

L'étude des courbes définies par ces expressions (voir figure 16) met en évidence la lenteur de réalisation d'un état homozygote à la suite de plusieurs générations d'intense consanguinité. La diminution de vigueur surtout marquée (dans les hypo-

thèses de travail où nous sommes placés) pendant les premières génération s'atténue ensuite et devient rapidement imperceptible.

Si nous envisageons maintenant un système se reproduisant en panmixie, les éléments étudiés jusqu'ici nous ont montré que le sens d'évolution d'un ensemble est avant tout fonction de l'homogénéité plus ou moins grande du noyau génétique initial. Nous avions pu déterminer avec précision compte tenu de certaines hypothèses le seuil $\frac{1}{f}$ de proportion de gamètes homozygotes (f étant le nombre d'allèles au locus considéré) à partir duquel la population évolue dans le sens d'augmentation des hétérozygotes à ce locus.

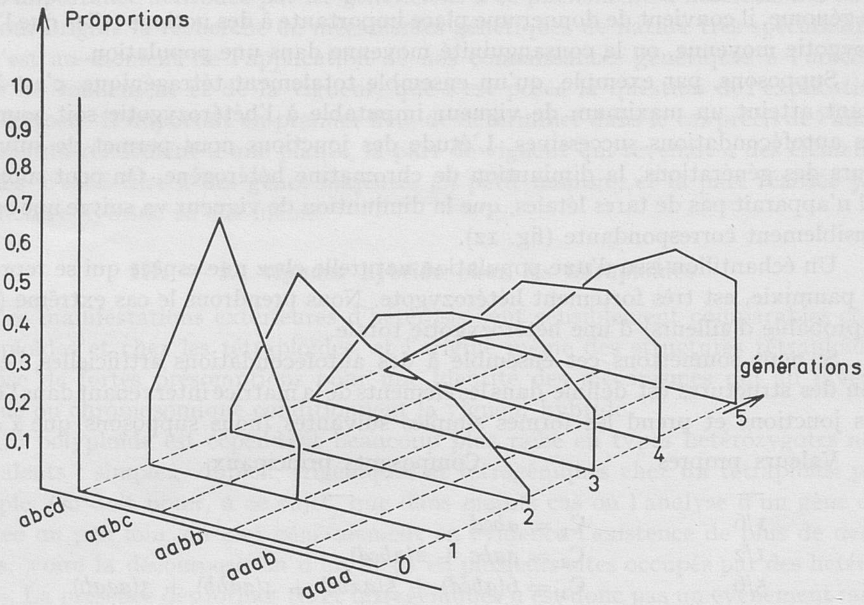


FIG. 16. — *Diagrammes d'évolution des structures génotypiques au cours des générations d'autofécondation*

On peut étendre ces conclusions à la structure d'ensemble des gamètes dans une population synthétique par exemple, et considérer l'évolution de l'ensemble des loci en disjonction dans cette population de gamètes. Le seuil précis définissant le sens de glissement est ici difficile à déterminer, du fait de l'impossibilité d'estimer f, nombre d'allèles en disjonction. Ce nombre varie en effet pour chaque locus, où. si l'on s'en tient à la structure d'ensemble, pour chaque élément de chromosome. Il est cependant possible de fixer une limite supérieure de f, en fonction du mode d'obtention de la population synthétique. A titre d'exemple, ces limites seraient :

$f = 2$ pour un hybride simple créé à partir de deux lignées pures ;

$f = 8$ pour un hybride simple créé à partir de lignées ayant été amenées à une homozygotie simplement partielle (homozygotie d'ensemble de la lignée) ;

$f = 4$ pour l'hybride double obtenu à partir de deux hybrides simples fabriqués avec des lignées pures ;

etc.

L'étude des jonctions permettrait une estimation de la proportion des loci où $f = 2$, $f = 3$, $f = 4$, etc...

Même dans les cas plus complexes où l'estimation de f deviendrait impossible, les conclusions suivantes restent valables : chez une espèce se reproduisant en panmixie, la fabrication d'une population synthétique, définie par des familles de départ plus ou moins homozygotes mises en présence, doit mener à une évolution, au cours des générations de panmixie qui constituent la multiplication de cette population. Le niveau moyen d'hétérozygotie, donc la vigueur de la variété ainsi créée, variera obligatoirement. Le sens de cette variation sera fonction de la constitution des géniteurs initiaux, en particulier de leur diversité génique. Lorsque les

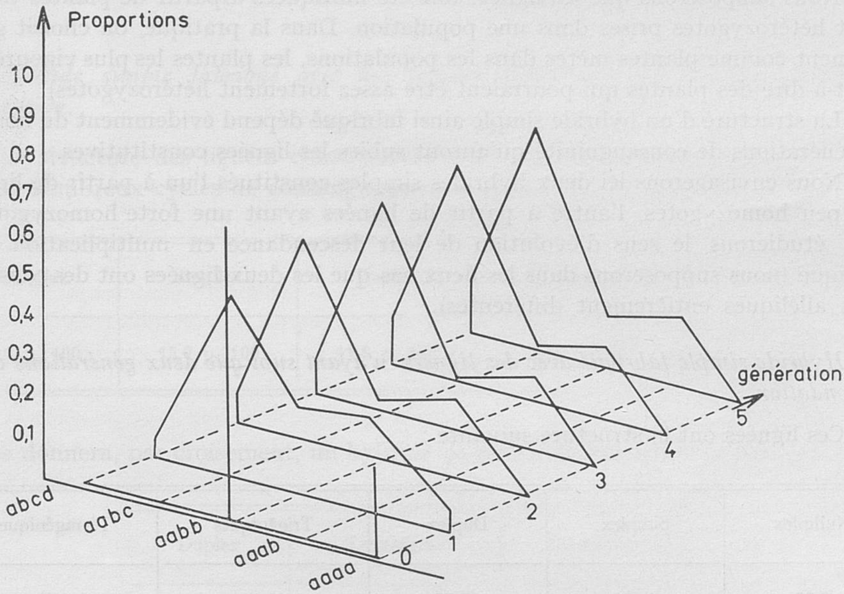


FIG. 17. — *Diagrammes d'évolution des structures génotypiques au cours des générations de panmixie*

plantes constituant le noyau d'origine de la variété ont subi une longue succession de croisements consanguins, la population de gamètes qu'elles produisent est relativement homogène, la structure génotypique de la descendance en panmixie contiendra un assez fort pourcentage de types simplex et duplex, par contre les trigéniques et les tétragéniques seront plus rares. A mesure que les générations de reproduction en panmixie se déroulent la population génotypique évolue vers une augmentation des tri et tétragéniques (voir chapitre IV et fig. 17).

Dans l'hypothèse d'une intervention importante de la superdominance, la vigueur d'une population ayant une telle structure doit augmenter sensiblement au cours des générations de multiplication pour tendre asymptotiquement vers la vigueur maximum.

Dans le cas contraire d'une variété issue d'un noyau de plantes mères très hétérozygotes, au cours des cycles de reproduction en panmixie l'évolution de la popu-

lation se traduira par une augmentation relative des génotypes simplex et duplex aux dépens des tri et tétrageniques. Le maximum de vigueur surtout dans l'hypothèse d'une importante superdominance serait obtenu à la première génération hybride.

Les graphiques représentant l'évolution du niveau d'hétérozygotie moyen de la population peuvent donc traduire valablement les variations de vigueur donc de rendement d'une variété tétraploïde allogame (chapitre IV, fig. 8 et tableau p. 49)

V. — Application au cas particulier d'un hybride simple

Nous supposerons que les lignées ont été fabriquées à partir de plantes totalement hétérozygotes prises dans une population. Dans la pratique, on choisit généralement comme plantes-mères dans les populations, les plantes les plus vigoureuses (c'est-à-dire des plantes qui pourraient être assez fortement hétérozygotes).

La structure d'un hybride simple ainsi fabriqué dépend évidemment du nombre de générations de consanguinité qu'auront subies les lignées constitutives.

Nous envisagerons ici deux hybrides simples constitués l'un à partir de lignées très peu homozygotes, l'autre à partir de lignées ayant une forte homozygotie et nous étudierons le sens d'évolution de leur descendance en multiplication panmictique (nous supposerons dans les deux cas que les deux lignées ont des constitutions alléliques entièrement différentes).

Hybride simple fabriqué avec des lignées n'ayant subi que deux générations d'autofécondation.

Ces lignées ont la structure suivante :

Nulliplex	Simplex	Duplex	Trigéniques	Tétragéniques
2,77	22,22	27,77	44,44	2,77

L'hybride obtenu par croisement entre deux telles lignées sera constitué d'éléments duplex, tri et tétragénique.

Duplex	Trigéniques	Tétragéniques
9,33	42,43	48,22

Les plantes de cet hybride simple donneront une population gamétique caractérisée par :

P_N pourcentage de gamètes homozygotes = 10,17 p. 100.

Les résultats obtenus dans l'étude de l'évolution de l'état hétérozygote au cours

des générations de multiplication panmictique nous permettent de suivre le devenir de cet hybride.

A la génération suivante nous aurons en effet :

$$P_{N+1} \text{ pourcentage de gamètes homozygotes} = \frac{1}{3n} n P_{N+2}.$$

Dans la constitution de l'hybride il peut en effet avoir été apporté au maximum 8 allèles différents au même locus.

L'évolution de cet hybride s'amorce donc dans un sens d'augmentation de l'état homozygote, la proportion de gamètes homozygotes tendant en croissant vers la limite 12,5 p. 100.

Les constitutions génotypiques vont donc dès la première génération marquer un glissement vers les types nulliplex, simplex et duplex.

Hybride simple fabriqué avec des lignées ayant subi dix générations d'autofécondation.

La structure des lignées constitutives a ici été très nettement homogénéisée par de nombreux cycles de consanguinité.

Nulliplex	Simplex	Duplex	Trigéniques	Tétragéniques
72,3 p. 100	15,7 p. 100	11,8 p. 100	0,2 p. 100	

ce qui donnera, par croisement, un hybride de structure à dominante duplex :

Duplex	Trigéniques	Tétragéniques
71 p. 100	27 p. 100	2 p. 100

Les plantes de cet hybride simple, isolées, donneront la population gamétique suivante :

$$P_N \text{ gamètes homozygotes} := 28{,}16 \text{ p. } 100.$$

Un cycle de reproduction panmictique fera évoluer cette constitution et donnera :

$$P_{N+1} \text{ gamètes homozygotes} = 17{,}7 \text{ p. } 100.$$

On constate donc ici une très brutale chute des proportions de gamètes homozygotes qui se manifeste d'ailleurs parallèlement chez les génotypes. Le phénomène d'évolution de cet hybride se fera donc dans un sens opposé au précédent : les génotypes très hétérozygotes, trigéniques et tétragéniques vont s'accroître de génération en génération de manière très sensible pendant les 3 ou 4 premiers cycles de reproduction. Le glissement vers l'équilibre se fera ensuite beaucoup plus lentement.

CHAPITRE VII

QUELQUES ASPECTS DE L'APPLICATION DES RÉSULTATS DE LA GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS A L'AMÉLIORATION DES LUZERNES

Dans les analyses précédentes nous nous sommes constamment efforcés de dépasser, pour un système de reproduction quel qu'il soit, le stade de l'étude à un seul locus. C'est que les problèmes posés par l'amélioration de plantes supérieures, problèmes d'augmentation d'une productivité pour la plupart, sont relatifs à des caractères quantitatifs. Dans de telles recherches la difficulté vient toujours du très grand nombre d'unités génétiques que l'on est conduit à manipuler. Ceci explique que l'analyse de la structure d'ensemble du génome puisse ici présenter un grand intérêt.

Dans cet ordre d'idées, chez les plantes allogames, la méthode de sélection par autofécondation suivie d'une recherche des meilleures combinaisons hybrides est d'une efficacité indiscutable. Le maïs a pu servir de modèle pour ce type de sélection grâce à ses particularités éminemment favorables :

— Séparation sur chaque plante des fleurs mâles et femelles.

— Phénomènes d'incompatibilité peu sensibles aussi bien en autofécondation qu'en fécondation croisée.

— Castration facile.

Pour son application à d'autres espèces, cette méthode rencontre souvent des obstacles dus soit à la biologie florale, soit à la constitution génétique, et qui rendent difficiles la fabrication de lignées ou d'hybrides.

Dans le cas des luzernes sur lesquelles ces premiers résultats ont été appliqués, c'est à la fois la biologie florale et la constitution génomique qui ont orienté le choix de la méthode d'amélioration.

I. — Biologie florale et structure cytologique de la luzerne

La fleur des luzernes cultivées (*Medicago sativa* L.) a une corolle papillonacée. Ses cinq pétales sont inégaux et répartis de la manière suivante : un pétale supérieur très large : l'étendard, deux pétales latéraux : les ailes, deux pétales inférieurs soudés en carène.

Dans cette carène sont enfermés les organes reproducteurs : dix étamines dont neuf soudées en une gouttière sous le pistil, la dixième libre (fig. 18).

L'ensemble colonne staminale et pistil est maintenu sous une certaine tension

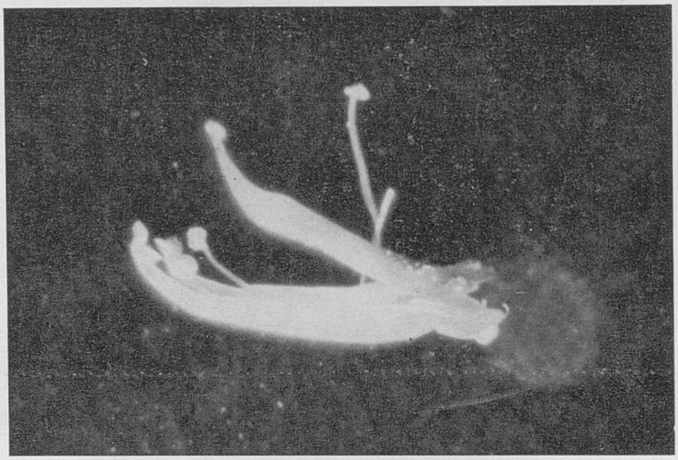


FIG. 18. — *Les organes reproducteurs. Le pistil et les 10 étamines* (9 soudées en une gouttière sous le pistil la dixième libre)

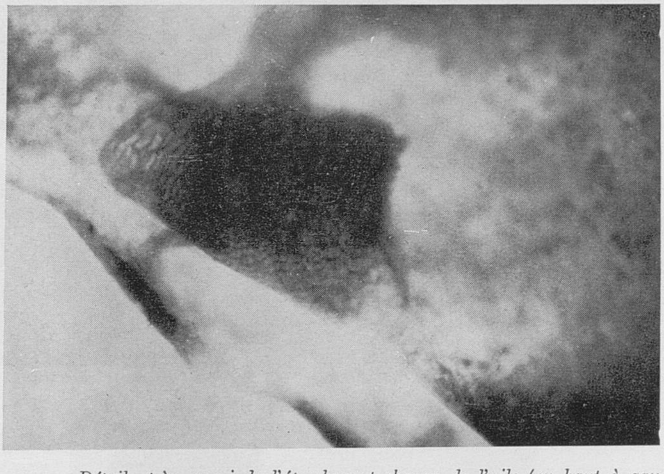


FIG. 19. — *Détail très grossi de l'épaulement charnu de l'aile (en haut à gauche) fixant la carène (en bas) et constituant un bourrelet qui retient les organes reproducteurs*

à l'intérieur de la carène par deux bourrelets constitués par l'ajustement d'une languette portée par la carène dans un épaulement charnu de l'aile (voir fig. 19).

Lorsqu'une action mécanique quelconque (écartement des languettes de la

carène, traction sur les ailes...) écarte ces bourrelets, le pistil et les étamines se rabattent brutalement vers l'étendard (fig. 20).

Une membrane qui jusqu'alors protégeait la surface stigmatique éclate sous le

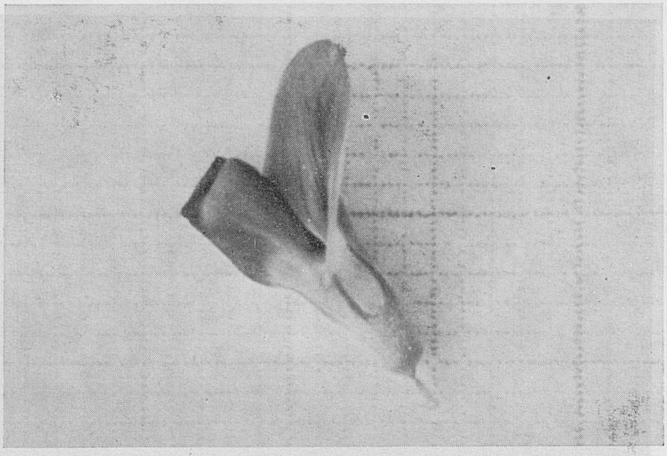


FIG. 20. — *Une fleur vierge avant la visite d'un insecte*

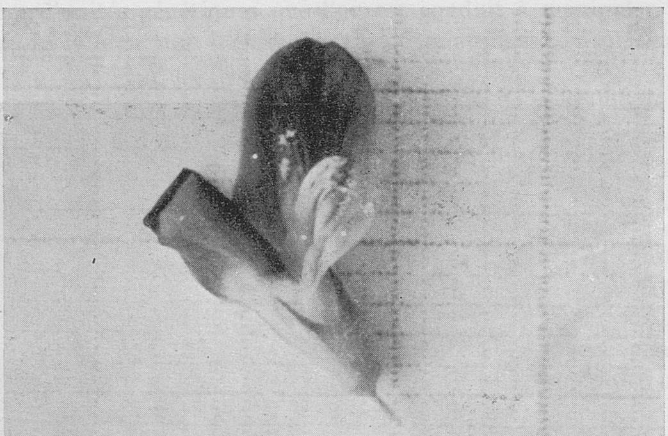


FIG. 21. — *La même fleur déclenchée.*
La compétition entre auto- et allopollen commence

choc et rend réceptrices les papilles du stigmate. Dans ce mouvement balayant, provoqué dans la nature par la visite d'un insecte, le stigmate frappe généralement la partie ventrale du thorax, s'imprégnant au passage des grains de pollen venant des étamines de la plante elle-même (autopollen) et de grains de pollen venant des plantes visitées précédemment par l'insecte (allopollen (fig. 21, 22, 23, 24).

Les proportions d'allo et d'autopollen garnissant le stigmate sont évidemment

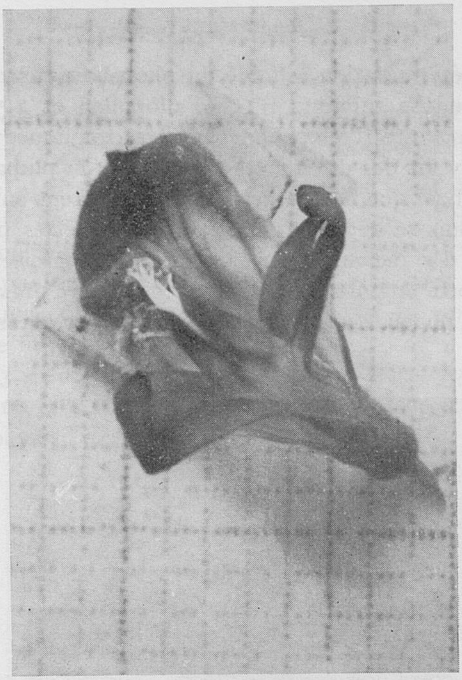


FIG. 22. — *La fleur papilionacée* (10 *mm environ*)
La colonne staminale est en train de sortir de la carène

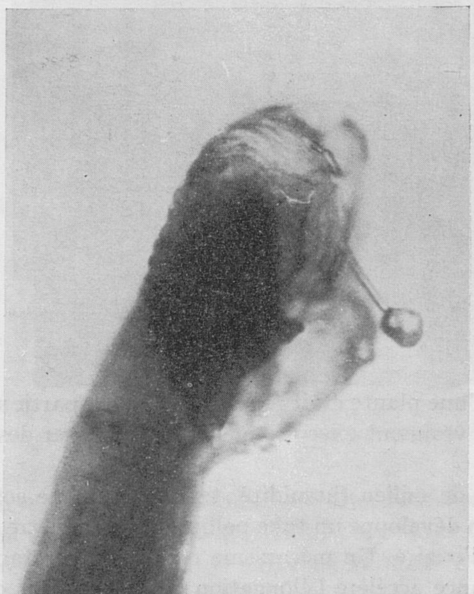


FIG. 23. — *Sur la surface stigmatique réceptive, un grain de pollen a commencé à germer.*

très variables : une détermination à l'aide du phosphore marqué nous avait donné les rapports approximatifs suivants : 1/5 d'allopollen et 4/5 d'autopollen. Cette proportion assez importante d'allopollen peut être expliquée par le vol des pollinisateurs : bien qu'il y ait des différences spécifiques, la plupart des hyménoptères (en majorité des bombus) que nous avons observés visitent en moyenne 4 à 5 fleurs d'une même plante puis se déplacent d'un ou deux mètres pour se poser sur des plantes voisines afin d'y recommencer l'opération. Le croisement dans la nature se fait donc en plus forte proportion entre plantes situées à proximité l'une de l'autre.

Par marquage du pollen, nous avons pu observer que, dans une culture continue

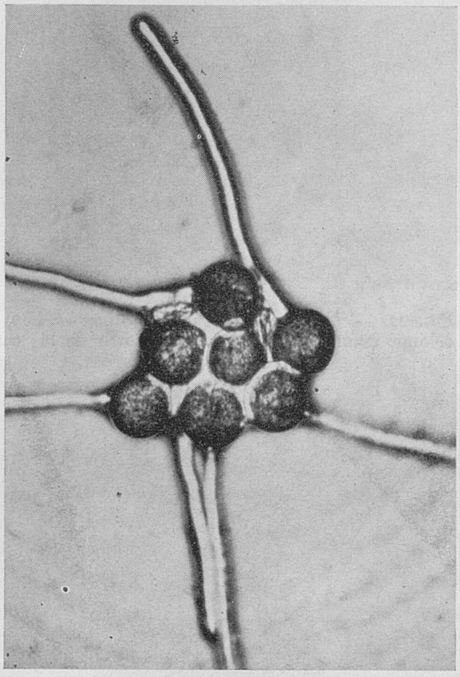


FIG. 24. — *Grains de pollen en cours de germination*

de luzerne, le pollen d'une plante était réparti en majeure partie sur ses voisines immédiates, et qu'il était vraiment exceptionnel d'en retrouver des traces au-delà d'un rayon de 10 mètres.

Si les conditions de milieu (humidité, température) ne sont pas défavorables, chaque grain de pollen développe un tube pollinique qui pénètre dans le tissu conducteur en direction de l'ovaire. Un mécanisme régulateur mettant en jeu une ou des substances de croissance accélère l'élongation des tubes issus d'allopollen. Lorsque l'auto et l'allopollen sont en concurrence sur le stigmate, la probabilité d'une autofécondation est donc extrêmement faible. Mais il n'en est pas moins vrai, sauf dans les cas assez rares d'autostérilité, que l'autofécondation peut se réaliser si la quantité relative d'allopollen est très faible ou nulle.

D'une manière générale, le taux d'autofécondation est fonction du produit :

$$\frac{\text{quantité d'autopollen}}{\text{quantité d'allopollen}} \times \frac{\text{Vitesse de croissance de l'autopollen}}{\text{Vitesse de croissance de l'allopollen}}.$$

La plupart des plantes n'étant pas autostériles il est donc possible d'obtenir une certaine quantité de graines par autofécondation artificielle. Techniquement l'opération est extrêmement simple : sur les inflorescences, les fleurs épanouies avec colonne staminale apparente sont soigneusement éliminées. Les fleurs qui sont à un stade correct et qui n'ont pas encore subi la visite des insectes sont déclenchées à l'aide d'une pointe fine quelconque.

On traite ainsi 3 à 400 fleurs par plante retenue. Aussitôt la fin de l'opération les inflorescences sont groupées sous des sacs de papier sulfurisé imperméable à l'eau mais laissant passer l'air (fig. 25).



FIG. 25. — *Autofécondation*
Les fleurs sont déclenchées avec une pointe de crayon et ensachées immédiatement

La maturation des gousses sous ces sacs est excellente. Cependant le succès de l'autofécondation est assez réduit (5 à 10 p. 100) et les gousses obtenues ont un ombre de graines relativement faible : moyenne variant de 1 à 2 alors qu'en fécondation libre les moyennes sont supérieures à 3.

Lorsqu'on veut réaliser une hybridation, les dimensions de la fleur et la disposition des étamines rendent très longue et assez hasardeuse la castration à la main. La castration chimique à l'aide d'une solution alcoolique est plus commode. Cette technique est utilisée dans les cas d'étude de disjonctions génétiques. (Trempage

de la fleur déclenchée dans l'alcool à 55° pendant 5 secondes. Séchage 2 heures, avant la pollinisation).

Pour les besoins de l'amélioration, l'expérience a montré qu'on obtient sans castration une très bonne fréquence de fécondation croisée (97 p. 100 en moyenne) en apportant un gros excès d'allopollen. Cette méthode rapide permet de fabriquer chaque année un nombre d'hybrides relativement important. Sur chaque plante retenue comme femelle on prépare 100 à 150 fleurs de la même manière que pour l'autofécondation à cette différence près que les extrémités d'inflorescence composées de jeunes boutons doivent être éliminées afin de diminuer pendant la maturation sous le sachet, les risques d'autodéclenchement donc d'autofécondation. Le pollen de la



FIG. 26. — *Prélèvement sur une lame de verre du pollen qui sera utilisé dans l'hybridation*

plante choisie comme parent mâle est récolté sur l'angle d'une lame de verre. On y amasse ainsi le pollen de cinq à dix fleurs.

Avec cette même lame on déclenche le pistil des fleurs femelles : celui-ci doit se rabattre violemment sur l'amas de pollen du père déposé à l'angle de la lame. Une étude réalisée en collaboration avec le Dr Francesco BONCIARELLI a confirmé qu'en renouvelant toutes les quatre pollinisations, le prélèvement de pollen du parent mâle on avait, même en absence de castration, un maximum de 6 p. 100 d'autofécondation. Cette méthode rapide nous a permis de réaliser une moyenne de 150 hybridations chaque été (fig. 26).

Cet ensemble de la structure florale, la part assez faible de réussite en autofécondation, l'impossibilité de castration mécanique en série sont déjà par eux-mêmes

des obstacles à une stricte application de la méthode classique d'amélioration des plantes allogames.

La structure cytologique vient à son tour rendre plus complexes les problèmes de sélection. La garniture chromosomique de la luzerne comprend en effet 32 chromosomes qui appartiennent à 4 génomes de 8 chromosomes. La méiose nous renseigne assez mal sur l'homologie de ces 4 génomes. Les nombreux modes d'hérédité tétraploïde de caractères étudiés chaque jour confirment l'idée d'une constitution génétique fortement autopolyploïde. Les associations bivalentes assez nombreuses chez cette espèce (résultats de GRUN sur 1 257 comptages) ne prouvent en rien



FIG. 27. — *Préparation en serre des familles « inbred » qui constitueront la pépinière de plantes isolées*

qu'une partie du génome ait une structure diploïde. Ce comportement de la méiose est simplement dû, comme chez un grand nombre d'autres espèces tétraploïdes, à la difficulté de réalisation d'une attraction multiple, équilibrée et simultanée des chromosomes, condition nécessaire à la formation de quadrivalents à la métaphase.

Cette constitution fortement autotétraploïde modifie donc comme nous l'avons vu, les potentialités d'action sur la structure génétique d'ensemble des individus.

Une orientation rationnelle de l'amélioration de la productivité des luzernes ne pouvait donc venir que comme application après observation de la biologie florale, des résultats essentiels de la génétique évolutive des tétraploïdes.

II. — Étude sur plantes isolées — Phase de consanguinité

Bien qu'il soit possible par autofécondation artificielle de réaliser petit à petit une augmentation de l'homozygotie, il est illusoire de se fixer pour but l'obtention

de lignées génétiquement pures. Bien plus, la probabilité d'obtenir une homozygotie pour des caractères conditionnés par un nombre de gènes important est pratiquement nulle.

La phase de consanguinité réalisée en pépinière n'a donc pas du tout le même objectif que chez le maïs (fig. 27).

Elle a d'abord pour but l'analyse de caractères simples du contenu héréditaire de certains individus. Par l'autofécondation on amène progressivement au niveau phénotypique toutes les couches récessives contenues dans le génotype de la plante initiale.

L'autofécondation n'a aucun rôle créateur de caractères, elle ne peut faire apparaître que des éléments déjà contenus dans la plante intiale. La concentration, donc l'homogénéisation qui est obtenue au cours de cette phase du travail, se fait surtout par perte ou par élimination volontaire d'un certain nombre d'allèles.

Quand, après deux ou trois cycles d'autofécondation, une descendance n'aura contenu aucun individu déficient pour un caractère donné pouvant se manifester sous une forme soit favorable soit défavorable, on pourra considérer que la famille est épurée des allèles entraînant le phénotype défectueux et utiliser la descendance elle-même comme géniteur de la qualité.

Dans le même ordre d'idées, l'utilisation de la consanguinité en pépinière aura pour objectif la réalisation de l'homozygotie pour ces caractères conditionnés par un petit nombre de gènes.

En ce qui concerne les luzernes, certains de ces caractères peuvent être étudiés génétiquement : intensité des colorations florales, pigmentation flavonique des fleurs, anomalies morphologiques de la corolle, présence de feuilles unifoliées. Conditionnés par un ou deux gènes ils peuvent être très rapidement fixés par autofécondation.

Dans d'autre cas la classification et l'interprétation des disjonctions sont beaucoup moins simples et cependant on a pu empiriquement déceler un certain nombre de caractères dont le conditionnement génétique n'est pas élucidé mais sur lesquels on peut exercer une action sélective sensible pendant la phase de consanguinité. On peut penser que pour ces caractères on amène à l'homozygotie une partie des gènes composants. La précocité, la largeur des feuilles, le port plus ou moins étalé semblent appartenir chez la luzerne à cette catégorie d'expression.

Il faudrait cependant se garder de conclure trop rapidement sur les possibilités de fixation d'un caractère donné. Si nous nous reportons aux études de jonctions, nous convenons qu'un fragment chromatique rendu rapidement homogène dans une famille, peut très bien chez une autre rester très longtemps hétérogène. Une même expression phénotypique (forme des feuilles par exemple) pourra se comporter de manière très différente dans deux familles.

Prenons l'exemple d'un caractère conditionné par quatre gènes majeurs indépendants. La probabilité qu'il y ait fixation après 5 générations d'autofécondation sera donnée par la loi binomiale ($p = 0{,}45$ étant la proportion chromatique homogène après 5 générations d'autofécondation).

Nous devrons alors avoir :

$$P_4^4 = \frac{4!}{4!}(0{,}45)^4 = 0{,}4 \text{ p. } 100.$$

La probabilité est faible, mais si elle a été réalisée dès ce stade, le caractère restera définitivement fixé dans la famille.

L'ignorance de cette diversité possible de comportement d'un même caractère suivant les familles, amène souvent les sélectionneurs à rechercher très longtemps en vain, un phénotype qu'ils ont obtenu facilement une première fois.

Dans la pratique les opérations citées ci-dessous se sont déroulées entre les années 1950 et 1956 pour ce qui concerne les pépinières de plantes soumises à des croisements consanguins.

Les écotypes pris comme origine étaient pour la plupart issus de prospections effectuées par MM. MAYER, ECOCHARD, VINCENT dans les populations naturelles françaises qu'ils avaient pu caractériser. D'autres origines (allemandes : luzerne de Franconie ; belges : luzerne d'Harmignies ; italiennes : San Pastore, Marchigiana, Polesana ; turque : luzerne de Kayseri) ont servi, elles aussi, de base à la constitution du matériel.

Les pépinières à grand espacement pour étude plante par plante ont été installées à Versailles sur différentes parcelles : parcelles C ; A ; 5 ; La Cage ; La Mulasserie ; la Lanterne. Les conditions de sol dans ces différentes parcelles sont sensiblement les mêmes et peuvent être assimilées au type appelé limon des plateaux. C'est un sol qui en lui-même est un excellent régulateur, l'épaisseur du limon étant importante. Les couches reposent d'ailleurs, dans les parcelles utilisées, sur une nappe plus argileuse retenant elle-même bien l'eau et accroissant ainsi les qualités de ce limon.

On peut caractériser ces sols de la manière suivante :

Analyse physique	%
Sable grossier	1,0
Sable fin	61,5
Limon	21,8
Argile	15,7

Analyse chimique	%
pH	7 à 7,5
N	1,05
P	15
K	35

TABLEAU I

Hauteurs mensuelles des précipitations	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
1957	22,4	84,7	18,1	18,2	28,4	48,5	81,0	53,9	74,0	25,1	27,9	29,6
1958	83,9	80,8	26,4	54,6	64,5	89,6	110,6	51,2	48,6	51,4	38,5	58,2
1959	97,7	0,8	47,2	67,4	17,4	32,1	15,1	27,2	0,6	40,4	39,7	84,7
1960	44,2	39,6	42,8	16,9	17,0	61,2	62,9	99,6	64,6	112,4	72,7	57,0
1961	63,0	36,4	2,4	46,9	52,5	42,0	64,7	4,2	69,3	56,3	69,1	50,5
Normales 1928-1961	52,4	40,5	34,0	44,2	56,4	53,0	52,1	54,2	53,4	52,5	53,3	51,2

La pluviométrie annuelle moyenne est voisine de 600 mm ce qui, comparé à l'ensemble de la France est relativement peu élevé. Il faut cependant noter que la répartition est très régulière. Les hauteurs mensuelles de précipitations mesurées par la Station de bioclimatologie INRA (Versailles) ont donné : (tableau 1 p. 82)

Les années pendant lesquelles se sont déroulées les études en pépinières correspondaient à des précipitations annuelles légèrement inférieures à la moyenne cependant en aucun cas les luzernes n'ont souffert de la sécheresse.

Les températures ont, elles aussi, asssez rarement joué le rôle de facteurs sélectifs marquant (sauf en ce qui concerne les populations d'origine méditerranéenne). Seules les années 1946-1947 et 1955-1956 ont permis une discrimination vraiment efficace.

	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Températures normales 1928-1961 sous abri à 2 m......	2,8	3,6	6,8	9,6	12,9	16,0	18,0	17,7	15,4	10,8	6,7	3,7

Les différentes familles de luzernes étudiées à partir de populations d'origine variée au cours de cette première partie du travail, sont notées pour différentes qualités dont le conditionnement génétique correspond plus ou moins étroitement aux types d'hérédité discutés précédemment. Ce sont entre autres : la résistance à des parasites cryptogamiques (*Peronospora estivalis, Uromyces striatus, Pseudopeziza medicaginis*), la résistance à la verse, le comportement en jours courts plus ou moins lié à la résistance au froid, le port de la plante, la largeur des feuilles et la présence de folioles supplémentaires, la précocité à la floraison, l'aptitude au grainage, etc...

L'homogénéisation des phénotypes à l'intérieur d'une descendance pour l'ensemble de ces éléments est plus ou moins rapide et plus ou moins poussée. Remarquons d'ailleurs ici que, même à un niveau génétique d'homozygotie assez poussé, l'homogénéité phénotypique des familles est encore relativement très médiocre. Little (1934) avait déjà constaté qu'au cours de l'évolution d'un individu il y avait coïncidence entre la période de vigueur maximum et celle de plus grand stabilité des caractères. Nous devons donc penser ici que les familles consanguines peu vigoureuses extériorisent au maximum les différences d'adaptation. Nous retrouverons ces phénomènes d'homéostase et nous les approfondirons chez les hybrides.

En cours de travail des quantités de familles sont éliminées. Parmi celles qui sont retenues après 2 ou 3 générations d'autofécondation, il arrive fréquemment qu'une des qualités indispensables (résistance au froid, précocité, production grainière, etc.) ne puisse être acquise. Nous avons vu en effet que l'autofécondation ne pouvait avoir qu'un rôle de concentration et non de création de caractères. Le remède dans ce cas est alors le croisement de correction par un géniteur possédant avec une très forte intensité le caractère favorable recherché. Une phase d'homogénéisation doit alors être reprise immédiatement au cours de laquelle on retiendra les individus recombinés.

De toute manière chez ces tétraploïdes, l'homogénéisation sera surtout phénotypique et il ne faudra pas perdre de vue que l'ensemble de la structure de la plante est encore très hétérozygote. On peut rappeler ici les structures obtenues après 2 et après 10 générations successives d'autofécondation :

TABLEAU 2

	Nulliplex (%)	Simplex (%)	Duplex (%)	Trigéniques (%)	Tétragéniques (%)
2 années d'autofécondation	3	22	28	44	3
10 années d'autofécondation	72,3	15,7	11,8	0,2	3

Comme ceci arrive fréquemment lorsqu'on impose à une espèce allogame un système de reproduction avec consanguinité, les familles « inbred » de luzerne manifestent une assez nette diminution de vigueur dès la première et la deuxième génération d'autofécondation. Dans ces descendances, les individus dès les premiers jours suivant le semis démarrent moins rapidement, leur feuille cotylédonnaire est plus petite, la somme de température nécessaire pour la fabrication des quatre premières feuilles trifoliées est plus considérable.

Au stade adulte l'ensemble de la plante est moins vigoureux, tiges moins hautes, nombre de tiges plus réduit, surface foliaire plus faible. La persistance (pourcentage des plantes subsistant après 4 années d'exploitation) la vitesse de repousse et surtout le rendement en fourrage vert sont très nettement diminués.

TABLEAU 3

	Population d origine	Nombre de générations d'autofécondation			
		1	2	3	4
Persistance............	90 %	82	80	72	
Hauteur moyenne en dm	5,84	5,16	4,54	4,51	4,57
Rendements............	100,0	— de la moyenne 65,1 — de la meilleure descendance « inbred » 88,0 — de la moins bonne 40,2.			

Il apparaît cependant des différences très nettes de vigueur entre les différentes descendances à un même niveau d'autofécondation. Comme il est peu probable que ces différences puissent être expliquées par un progrès vers l'état homozygote, statistiquement plus ou moins poussé suivant les familles, on doit envisager que certains éléments intervenant dans le rendement, ont pu être captés pendant la phase de consanguinité, parce qu'ils sont conditionnés de manière génétiquement simple

ou tout au moins, parce qu'une part importante de leur expression phénotypique ne relève que de quelques gènes. Si ces éléments ont pu être amenés à l'état homozygote chez les partenaires qui seront croisés, ils se retrouveront à fortiori, dans toutes les combinaisons hybrides.

Dans le but d'étudier cet aspect de la question, plusieurs séries de croisements ont été entrepris chez des familles qui avaient subi un nombre de générations d'autofécondation comparable et qui présentaient toutes un état sanitaire satisfaisant. De manière à éviter une trop grande diversité génétique, nous avons réalisé, à partir d'une même origine, des familles consanguines en sélectionnant les unes pour leur apparence vigoureuse, en recherchant chez les autres une tendance vers un type sain mais d'aspect phénotypique plus fragile.

Les premières séries analysées comprenaient les deux groupes de croisements suivants :

1) Croisements entre plantes peu vigoureuses à faible longueur d'entre-nœuds, tiges peu nombreuses et fines.

Six hybrides mis en essai ont donné les rendements annuels suivants : 104 — 119 — 127 — 132 — 133 — 143.

2) Croisements entre plantes très dressées, hautes, à fortes et nombreuses tiges, riches en feuilles.

Sept hybrides issus de croisements à l'intérieur de ces types de plantes ont donné les rendements annuels suivants : 142 — 147 — 173 — 175 — 186 — 191 — 204.

La différence entre ces deux séries, qui portaient sur des nombres d'hybrides relativement faibles apparaît cependant nettement significative ($t = 4{,}68$).

Nous avons d'ailleurs renouvelé trois années successives à partir de la même collection de luzerne initiale le même type d'expérience portant sur des effectifs plus élevés. Nous avons obtenus respectivement des gains de rendement annuels de 37 p. 100, 38 p. 100 et 25 p. 100 pour les hybrides simples issus de lignées vigoureuses, ceci dans des conditions pédoclimatiques très variées (Versailles : La Cage, 1959 ; Versailles : les Closeaux, 1960 ; Lusignan : le Chêne, 1961) ce qui donne donc un ordre de grandeur assez général de l'avantage des structures hybrides.

Un certain nombre de qualités peuvent donc être cumulées chez les parents au cours de la phase de consanguinité. Ces éléments sont évidemment, pour la plupart, génétiquement complexes. Il faut croire cependant qu'ils entrent dans la partie fixable des loci correspondant à la théorie de la dominance. On peut penser en effet que, parmi les caractères dominants favorables à hérédité complexe il existe certains niveaux dans la complexité, tels que la consanguinité permet d'en fixer les éléments les plus simples.

Un travail plus précis reste maintenant à poursuivre pour déterminer l'héritabilité de ces divers éléments, ou plus précisément, l'importance du nombre de gènes intervenant dans leur conditionnement. On devrait ainsi aboutir à une hiérarchisation des composantes du rendement permettant de gagner en efficacité pendant la première phase du travail. Il est très intéressant, pour ces caractères, d'étudier la dominance phénotypique, c'est-à-dire une dominance statistique obtenue par additivité des effets d'un ensemble de facteurs. Même dans les cas, très probables d'ailleurs, d'actions majeures, sensibles à notre échelle, il intervient pour les caractères polygéniques, un ensemble de modificateurs, affaiblissant ou au contraire, stimulant l'expression phénotypique. On ne peut alors envisager qu'une dominance

d'ensemble, mesurable par la distance entre la valeur de l'hybride et celle de la moyenne des parents.

Mather a défini la Potence, grandeur de même nature.

$$\mathcal{P} = \frac{F_1 - \frac{P_i + P_j}{2}}{\frac{P_i - P_j}{2}}$$

Comme nous l'avons déjà noté, même dans les familles consanguines les plus vigoureuses nous n'avons jamais obtenu de rendement végétatif comparable à celui d'une population. Il n'est donc pas possible de fabriquer une variété à partir d'une seule famille de luzerne. Lorsqu'une descendance élaborée en pépinière est jugée suffisamment intéressante pour sa résistance aux maladies et aux accidents climatiques, suffisamment homogènes pour un type de port et une précocité de développement définies, elle peut entrer dans la phase d'hybridation qui devra restaurer les qualités de productivité et de vigueur liées à l'état hybride.

III. — Recherche des meilleures combinaisons hybrides

Il semble bien que l'extériorisation de la vigueur hybride soit liée à deux phénomènes :

— Tout d'abord un phénomène de structure : dans l'étude de la vigueur hybride nous avions noté que les tétraploïdes pouvaient constituer un intéressant matériel d'analyse du phénomène d'hétérosis grâce aux nombreux niveaux hétérozygotes existants : simplex, duplex, trigéniques ou tétragéniques. En ce qui concerne la structure d'ensemble du génome, la proportion de chromatine homozygote a une grande importance, mais la nature de l'état hétérozygote est extrêmement importante elle aussi. La manifestation de la dominance et de la superdominance est liée au nombre de structures hétérozygotes en présence, en particulier la richesse d'un tétragénique doit pouvoir permettre un maximum d'expression de l'hétérosis.

— Se superposant à ceci, un phénomène de combinaison entre géniteurs peut modifier très nettement le niveau de vigueur obtenu : certaines associations d'allèles réalisent probablement de meilleurs équilibres du métabolisme alors que d'autres au contraire sont très nettement désavantageuses. (Il nous est arrivé, par exemple, de réaliser des hybrides dont le rendement est à peine comparable à celui de médiocres lignées issues de 3 ou 4 générations d'autofécondation).

De nombreux auteurs ont parlé de bonne aptitude à la combinaison générale dans les cas où un même géniteur donnait des descendances de valeur, quel que soit le partenaire qu'on lui associait, et ont, par opposition, appelé aptitude à la combinaison particulière, le résultat de chaque hybridation pris individuellement. Sprague et Tatum ont défini en 1942 l'aptitude à la combinaison générale comme la performance moyenne d'une lignée dans des combinaisons hybrides, l'aptitude à la combinaison particulière (*specific combining ability*) étant mesurée par l'écart entre le rendement de l'hybride et la moyenne des parents (Sprague G. F. and Tatum L. A. : general vs. specific combining abitity in single crosses of corn. *Journ. Amer. Soc. Agron.*, **34**, 923-932, 1942). Il semble après une analyse des résultats que chez la luzerne ces deux phénomènes sont de nature totalement distincte (des résultats parallèles chez la plupart des plantes allogames permettraient de généraliser ceci).

L'aptitude à la combinaison générale ayant probablement pour cause l'existence de facteurs du rendement dominants et amenés à l'état homozygote chez l'un des partenaires du croisement, est une qualité intrinsèque de ce partenaire et se retrouve dans ses descendants quel que soit le mode de reproduction. Il semble donc que le terme aptitude générale à la combinaison masque la véritable nature du phénomène.

Dans le matériel végétal que nous avons expérimenté, il existe en fait une superposition des effets de facteurs dominants fixables (aptitude à la combinaison générale) et d'interactions alléliques favorables ou défavorables (aptitude à la combinaison particulière). Les résultats que nous avons obtenus montrent d'ailleurs que les phénomènes d'interaction allélique ont une influence majeure sur le rendement.

Pour analyser cet ensemble d'hypothèses il était nécessaire de réaliser un grand nombre d'hybrides et de mettre au point un dispositif expérimental efficace permettant la mesure de leur vigueur.

La constance dans les résultats des essais qui vont suivre prend d'autant plus de valeur qu'ils ont été répétés plusieurs années, donc dans des conditions climatiques différentes, et en deux lieux : Lusignan et Versailles où les natures des sols sont assez dissemblables.

Les sols de Versailles ont été définis précédemment comme des limons « des plateaux », alors qu'à Lusignan la formation pédologique est dénommée « terre rouge à châtaigniers ». Ce sont des limons rouges à silex, profonds, reposant sur des calcaires du jurassique moyen, desquels ils résultent, en partie, par décalcification. Ces sols occupent une position médiane entre les très mauvais limons battants et les sols bruns calcaires.

Leur perméabilité moyenne est de 3,6 cm/heure avec un indice de stabilité S de 1,72.

L'analyse granulométrique d'un prélèvement effectué dans la zone des essais a donné les résultats suivants :

TABLEAU 4

Profondeur en cm	Éléments supérieurs à 2 mm	Matière organique	Éléments					pH
			2	2-20	20-50	50-200	0,2 à 2 mm	
0-10	6,3	2,35	14,80	37,85	27,30	5,95	11,75	7,25
40-50	0	0,80	18,20	31,30	20,80	6,15	22,05	7,25
80-90	14,2	0,35	25,60	13,80	8,65	6,15	45,45	6,80
90-100	0	0,45	39,40	19,80	15,90	4,80	19,65	6,45

Dans la zone expérimentée nous avons donc des teneurs en argile de 15 à 20 p. 100 — limons 30 à 35 p. 100 — sables fins 20 à 30 p. 100 — sables grossiers 20 p. 100.

calcaire = traces
P = 8
K = 70.

La capacité de rétention des sols en eau, et la répartition annuelle de pluvio-

métrie sont moins bonnes à Lusignan qu'à Versailles bien que la hauteur d'eau soit supérieure.

TABLEAU 5

Hauteurs mensuelles des précipitations en m/m

	Lusignan 1962	Lusignan 1961	Moyenne Venours 1958 à 1961	Moyenne Civray 1891 à 1930
Janvier	128	167	128	64
Février	25	38	45	66
Mars	130	2	48	77
Avril	57	92	75	61
Mai	73	72	46	71
Juin	17	62	66	61
Juillet	70	76	68	51
Août	22	15	58	59
Septembre	72	25	48	55
Octobre	59	93	108	79
Novembre	105	121	93	95
Décembre	47	160	121	90

Les luzernes n'y souffrent de la sécheresse que l'année d'implantation.

La température moyenne à Versailles est en général voisine de 11°, à Lusignan de 11°5.

TABLEAU 6

Lusignan - températures moyennes planimétrées pour 1961-1962

	1961	1962
Janvier	4,138	4,043
Février	7,854	2,652
Mars	8,753	3,127
Avril	11,986	7,672
Mai	12,345	9,739
Juin	16,576	14,737
Juillet	17.442	15,889
Août	16,392	18,811
Septembre	17,875	16,055
Octobre	11,277	10,648
Novembre	5,768	4,469
Décembre	4,416	0,074

En résumé, le climat des années et des lieux où les vigueurs hybrides ont été étudiées, peut être caractérisé de la manière suivante :

1957 — Versailles : pluviométrie un peu faible — températures moyennes ;

1958 — Versailles : pluviométrie forte — températures de juin faibles ;

1959 — Versailles : sécheresse d'été marquée — températures élevées ;
1960 — Versailles : pluviométrie moyenne — températures moyennes ;
1961 — Lusignan : pluviométrie août-septembre faible — températures douces ;
1962 — Lusignan : sécheresse de printemps et d'été avril-juin-août marquée températures de printemps faibles.

La collection de descendances en consanguinité de la Station centrale d'Amélioration des plantes de Versailles que nous avons entretenue et enrichie depuis 1951 a permis l'exécution d'un tel programme. Chaque année, le nombre de croisements réalisés à la main a varié entre 120 et 200. Pour chacun de ces croisements, le nombre moyen de graines obtenues était d'une centaine.

Pour des raisons pratiques, le critère de la vigueur a été le poids de la matière verte et de la matière sèche produite annuellement. Cette production étant liée au peuplement, les essais de rendement devaient être effectués de manière très pré-



FIG. 28. — *Germination des semences hybrides. 24 heures plus tard es plantules seront mises en terre*

cise chaque plante étant également espacée de sa voisine. Le repiquage des individus s'imposait donc, mais pour éviter les effets de la transplantation il fut effectué à un stade extrêmement jeune, dès que la radicule émergeait de la graine mise à germer en boîte de Petri. Des précautions préalables avaient été prises pour que les différences de perméabilité des enveloppes de graines n'interviennent pas sur la vitesse de germination (fig. 28).

La mise en place réalisée à ce stade très précoce, avec des espacements de 10 centimètres entre plantes sur la ligne et de 20 cm, entre lignes, donne un peuplement pratiquement parfait et permet de mettre en évidence des différences relativement faibles.

Le dispositif expérimental est un essai en blocs (6 répétitions de 10 plantes distribuées au hasard dans chacun des blocs). Les rendements obtenus sur d'aussi petites parcelles élémentaires sont valables à la condition de soigner énormément le développement des plantes et d'éviter toute cause locale d'hétérogénéité.

A cette condition les classements obtenus entre variétés sont en très bonne concordance avec les classements obtenus en parcelles plus grandes semées dans les conditions de la pratique agricole.

La précision que l'on peut attendre avec ces dispositifs est de l'ordre de 12 à 15 p. 100 pour la comparaison entre deux hybrides. Malgré la faible dimension de l'échantillon représentatif cette précision peut être obtenue grâce à l'excellente homogénéité des hybrides : contrairement à ce qu'on pense encore trop souvent, les hybrides simples montrent toujours une uniformité phénotypique très nettement supérieure à celle des lignées les plus homogènes. Ce phénomène auquel LERNER (1954) donna le nom d'homéostase génétique avait déjà été rencontré chez la Drosophile (Ph. L'HÉRITIER : Étude de variations quantitatives au sein d'une espèce : *Drosophila melanogaster*, Paris, *Archives de Zoologie Expérimentale*, 1937). Voici quelques-unes des phrases caractéristiques de cette étude : « Très généralement F_1 qui ne présente ni plus, ni moins de fluctuation génétique que les races parentales est nettement moins variable ; ce fait suggérerait qu'au contraire un génotype hybride admet moins de variabilité qu'un génotype pur. Cela est, d'autre part, rendu plausible par la corrélation qui semble exister entre vigueur et faible variabilité.»

« ... En F_2 la ségrégation, en introduisant une fluctuation génétique a tendance à accroître la variabilité, tandis que le résidu de vigueur hybride a l'influence inverse au total F_2 est plus variable que F_1 mais par rapport aux souches parentales, sa position peut être quelconque. » Cette homéostase définie sur le plan physiologique par W. B. CANNON, comme l'ensemble des états stables maintenus dans un organisme par la coopération de ses mécanismes physiologiques complexes, est en réalité tout à fait liée aux phénomènes de dominance et surtout de superdominance. L'organisme hybride posséderait des possibilités d'adaptation et des systèmes d'autorégulation lui permettant d'être moins sensible aux conditions variables des milieux internes ou externes.

Il semble donc que dans beaucoup de circonstances l'utilisation des F_1 puisse être élargie ; en particulier comme source de matériel uniforme pour des expériences biologiques et en amélioration des plantes potagères où l'homogénéité du produit est fondamentale.

Le dispositif d'essai utilisé pour tester nos hybrides a fourni des résultats expérimentaux concernant les aptitudes à la combinaison générale. Nous avons montré que la valeur moyenne d'un géniteur utilisé dans un grand nombre de combinaisons pouvait difficilement faire prévoir la qualité d'un hybride simple réalisé à l'aide de ce géniteur.

C'est ainsi par exemple, qu'une plante ayant subi 3 générations d'autofécondation, utilisée dans 5 croisements différents dont la valeur moyenne a été de 110,6 (la variété témoin ayant eu un rendement de 100) a donné des valeurs extrêmes de 127 et de 89, la valeur la plus faible étant nettement inférieure à celle d'une population.

Ceci confirme, comme nous l'avons vu, que les interactions alléliques ont chez la luzerne une importance primordiale.

L'aptitude à la combinaison particulière ou individuelle étant plutôt un phénomène de bon équilibre ou de bonne association allélique, on pouvait prévoir que l'héritabilité de ces qualités de rendement était très médiocre.

En vue de vérifier ceci nous avions croisé entre elles 2 séries constituées par 3 plantes sœurs prises dans deux familles phénotypiquement homogènes ; en 5^e^ génération d'autofécondation : les rendements annuels en matière sèche ont été significativement différents, montrant qu'au niveau d'homozygotie atteint après 5 générations d'autofécondation, des plantes sœurs peuvent encore présenter

des aptitudes particulières à la combinaison très différentes. Il n'est pas possible, à ce niveau, de constituer des groupes de bonne valeur combinatoire, en utilisant des géniteurs apparentés à deux plantes ayant donné un excellent hybride.

L'expérimentation fondamentale a porté sur l'étude des relations entre l'intensité d'hétérosis et les différents niveaux d'hétérozygotie.

Dès 1954 nous avions obtenu les résultats de l'expérience suivante : en autofécondant un grand nombre de plantes prises dans la population de luzerne flamande (écotype très caractéristique par son port, son système radiculaire, sa coloration florale, etc.) nous avions réalisé différentes familles. Une collection comprenant des familles ayant subi 0, 1, 2, 3, ou 4 générations successives d'autofécondation a été soumise à une fécondation libre.

Les graines récoltées sur ces cinq types de descendances ont été semées en essai comparatif de rendement. Leur production annuelle de matière verte en tonnes par hectare a été (Versailles-E Nord, 1954) :

Population d'origine	58,72
Fécondation libre après 1 génération d'autofécondation	53,78
Fécondation libre après 2 générations d'autofécondation	45,40
Fécondation libre après 3 générations d'autofécondation	41,86
Fécondation libre après 4 générations d'autofécondation	40,27
Plus petite différence significative	3,4

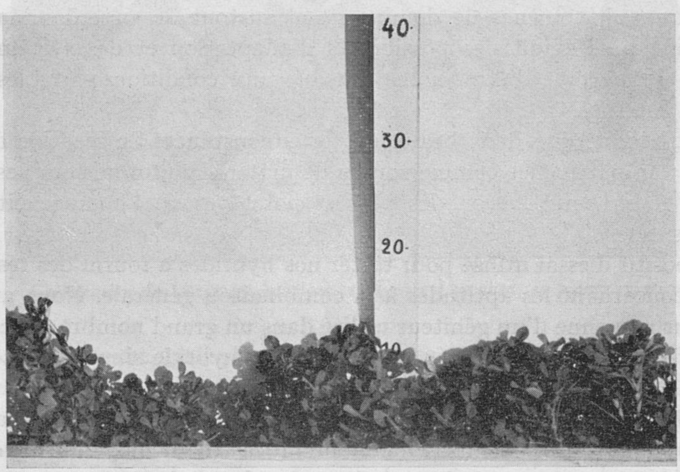


FIG. 29. — *Une lignée de plantes consanguines : faiblesse des plantes et hétérogénéité phénotypique* (homéostase)

Ce premier résultat semblait montrer que plus la partie ovule devenait homozygote, plus il était difficile en une génération de rétablir la vigueur hybride. Puisque chez une espèce autotétraploïde, un gamète apporte non pas un seul allélomorphe, mais deux, un gamète hétérozygote plus riche biochimiquement apportera une vigueur plus grande qu'un gamète homozygote. Comme l'écrit M. VALDEYRON dans un commentaire de cette expérimentation : « Une lignée homogène ne sera donc pas seulement de vigueur faible ; elle sera aussi, obligatoirement, un mauvais géniteur pour la vigueur, donc pour le rendement (pour un niveau donné de vigueur favorable, bien entendu). »

Cette expérience et ces hypothèses méritaient une analyse plus approfondie.

Depuis nous avons pu constituer la série à peu près complète d'hétérozygotie : plantes autofécondées, populations, variétés synthétiques (provenant de polycross entre plusieurs familles issues d'autofécondation), top-cross, hybrides simples, hybrides trois-voies, hybrides doubles.

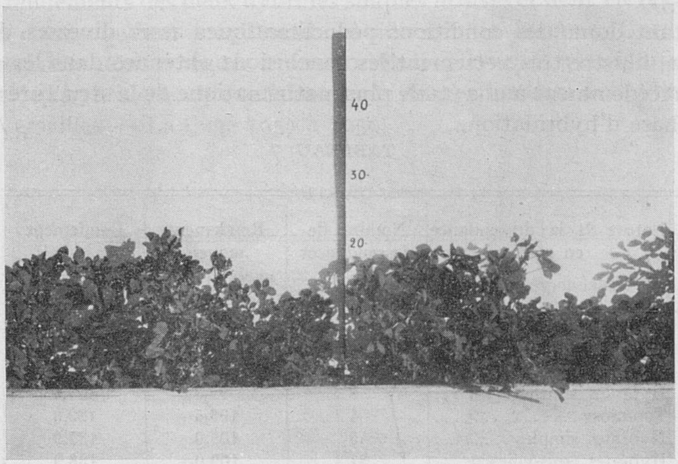


FIG. 30. — *Une population : vigueur moyenne, et hétérogénéité phénotypique*

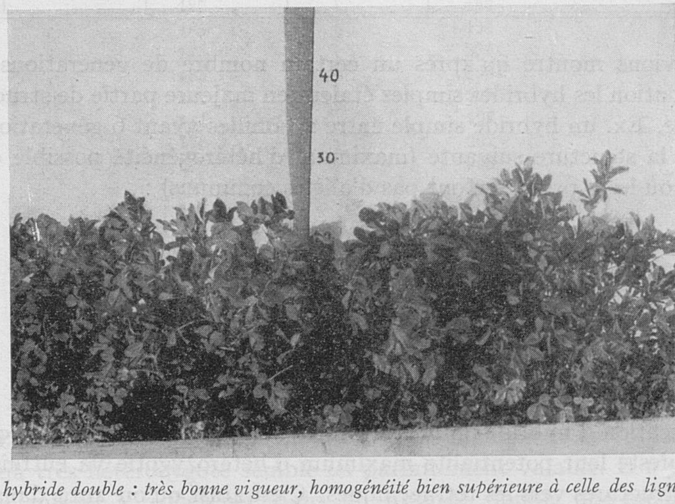


FIG. 31. — *Un hybride double : très bonne vigueur, homogénéité bien supérieure à celle des lignées (homéostase)*

Les principaux rendements que nous avons obtenus sont figurés dans les (deux parties du tableau 7) que nous n'avons pas voulu regrouper puisqu'ils sont issus de deux essais différents.

Deux autres essais réalisés dans des conditions à écologies différentes (Versailles : Essai 60-4 ; Lusignan : Essai 61) donnent des résultats identiques avec respec-

tivement une augmentation de 10,5 p. 100 et 14, 1 p. 100 des rendements moyens des hybrides doubles par rapport à ceux des hybrides simples.

Cet ensemble de données vient compléter nos premiers résultats et mettre en évidence le comportement assez spécial des autotétraploïdes en ce qui concerne la vigueur hybride : on remarquera en particulier l'augmentation des rendements moyens lorsqu'on passe aux hybrides trois-voies et ensuite aux hybrides doubles (fig. 29, 30, 31).

Ceci étant donné les conditions pédoclimatiques assez diverses de nos expérimentations, illustre très nettement les conclusions obtenues dans les paragraphes consacrés précédemment à une étude plus mathématique de la structure des génomes durant la phase d'hybridation.

TABLEAU 7

	Nature de la descendance en essai	Nombre de descendances	Rendement moyen	Rendement de la meilleure	Rendement de la moins bonne
Versailles Essai 58 C	Autofécondations	23	65,1	88,0	40,2
	Populations	2	100	100,5	99,5
	Hybrides synthétiques ...	8	92,3	109,0	76,6
	Top-cross	4	106,5	123,3	97,5
	Hybrides simples	45	105,0	137,9	74,6
	Hybrides trois-voies	31	109,0	138,9	82,3
Versailles Essai 21	Hybrides simples	29	105,0	135,5	69,1
	Hybrides doubles	45	112,9	144,8	73,0

Nous avions montré qu'après un certain nombre de générations successives d'autofécondation les hybrides simples étaient en majeure partie de structure duplex ou trigénique. Ex. un hybride simple entre 2 familles ayant 6 générations d'autofécondation a la structure suivante (maximum d'hétérogénéité possible de l'hybride simple : cas où les 2 parents n'ont pas d'allèles communs) :

Tétrageniques *abcd*	Trigéniques *aabc*	Duplex *aabb*
—	—	—
11,4 p. 100	44,8 p. 100	43,8 p. 100

Et pour 2 familles ayant 10 générations d'autofécondation :

Tètrageniques *abcd*	Trigéniques *aabc*	Duplex *aabb*
2 p. 100	27 p. 100	71 p. 100

La fabrication d'hybride doubles à partir de tels hybrides simples qui sont loin d'avoir manifesté leur potentialité maximum d'hétérozygotie va entraîner un glissement des structures vers les tétrageniques. C'est ainsi qu'on aura dans le premier exemple : hybride double construit avec deux hybrides simples issus de familles ayant six générations d'autofécondation

Tétrageniques	Trigéniques	Duplex
—	—	—
60,7 p. 100	34,4 p. 100	4,9 p. 100

ce qui donne une explication très nette des résultats obtenus expérimentalement.

Il est très probable d'ailleurs que chez les diverses lignées utilisées, ayant supporté un nombre d'autofécondations comparable, l'hétérogénéité génétique est distribuée statistiquement et que certains hybrides simples approchent plus ou moins de l'état hybride maximum (variation dans l'homozygotie des lignées). Dans le but d'analyser cette hypothèse nous avons fabriqué des hybrides doubles à partir d'hybrides simples de différentes valeurs.

Plus les rendements des deux hybrides simples utilisés étaient élevés moins l'hybride double correspondant manifestait un surcroît de vigueur. Une analyse des résultats enregistrés nous a menés à une corrélation inverse très significative entre le rendement de l'hybride double et la moyenne des rendements des hybrides simples parentaux (Versailles — La Cage 1957 à 1959)

TABLEAU 8

Moyenne des rendements des 2 parents hybrides simples	Hybride double correspondant
201	164
201	180
199	135
195	127
194	238
193	157
188	191
187	206
187	168
185	194
185	201
185	200
182	200
181	197
176	202
174	248
171	190
165	239
154	238
153	216
$r = -0{,}6542$	$n = 18$

L'hypothèse que les hybrides simples de bon rendement correspondent à une structure déjà très hétérozygote semble ici parfaitement valable. Il n'y a pas dans ce cas, grand intérêt à rechercher dans un hybride double une meilleure combinaison.

Par contre, les hybrides simples de valeur médiocre constituent d'excellents éléments à utiliser dans un programme d'hybridation double.

On retrouve d'ailleurs les mêmes éléments dans deux autres essais conduits en 1959 (Versailles — La Cage) et en 1961 (Lusignan — Le Chêne). L'ensemble des hybrides doubles obtenus par croisement entre les hybrides simples faibles a eu des ren-

dements toujours supérieurs à ceux des hybrides doubles issus d'hybrides simples forts.

TABLEAU 9

Année	1959	1961
Hybrides doubles issus d'hybrides simples faibles	105,0	92,8
Hybrides doubles issus d'hybrides simples de haut rendement	77,5	80,1

Il faut noter ici, contrairement à ce que nous retrouverons plus loin, que ces hybrides simples faibles ou forts avaient pour origine des lignées dont les vigueurs étaient sensiblement comparables.

Cette luxuriance de certains hybrides, qu'ils soient simples ou plus fréquemment doubles, posait un problème pratique essentiel : dans la mesure où la vigueur reflétait une structure très hétérozygote, on devait craindre qu'elle soit un phénomène fugitif qui se verrait détruit au cours des générations ultérieures.

En effet, comme nous avons pu l'étudier, cette structure de la première génération est le point de départ d'un glissement de l'hybride vers un équilibre qui s'impose lentement. Ces remarques nous amènent donc à analyser la valeur d'une appréciation des rendements au cours des premières générations hybrides.

IV. — Valeur d'une sélection dès la F_1 et évolution du rendement des hybrides

Chez une plante allogame il est pratiquement très difficile de passer de la F_1 à la F_2 lorsqu'on manipule un très grand nombre de croisements. Pour chacun d'eux il est en effet nécessaire de s'entourer de grandes précautions d'isolement surtout lorsqu'il s'agit de petits lots de plantes : la moindre contamination prend alors une forte importance. Dans le cas des luzernes on admet qu'un isolement de 3 à 400 mètres donne une bonne sécurité. La multiplication de chaque croisement élimine donc toute culture de luzerne dans une surface d'environ 4 hectares et ceci pendant deux ans au minimum. Le nombre de passages à la F_2 qu'on peut utiliser est donc inévitablement très limité (10 à 12 dans nos conditions actuelles). L'efficacité de la sélection sur la F_1 doit donc être portée à son maximum.

Le classement des meilleurs hybrides simples dans les essais de rendements à la F_1 peut être dû à plusieurs causes :

1) Le croisement a été effectué entre des familles qui n'avaient subi qu'une assez légère consanguinité, l'hybride est donc dès la F_1 de structure assez avancée vers le stade tétragénique et manifestera par conséquent une bonne vigueur.

Par contre, les générations ultérieures de multiplication d'un tel hybride ne doivent apporter qu'une diminution de la vigueur et n'offrent qu'un intérêt secon-

daire dans un travail d'amélioration des rendements. Ceci nous amène à une justification supplémentaire de l'utilisation d'une consanguinité assez poussée pendant la première phase du programme de sélection.

2) Le croisement a été réalisé entre des familles soumises à l'autofécondation pendant un nombre de générations assez élevé, mais on est tombé fortuitement sur deux géniteurs qui sont restés assez fortement hétérogènes. L'hybride garde alors le même type de constitution que dans le cas précédent et on doit retrouver les mêmes difficultés au cours des multiplications.

3) La constitution de l'hybride simple est comme on peut le prévoir à dominance duplex, trigénique, mais les combinaisons alléliques des 2 géniteurs ont par chance été parfaitement équilibrées ou complémentaires (on peut dire qu'il y a eu très bonne aptitude particulière à la combinaison) et l'hybride a donc un très bon comportement dans nos essais de rendement. Puisque structuralement les plantes de ce type n'ont pas encore atteint leur hétérozygotie maximum, on peut espérer qu'elles vont, au cours des multiplications en panmixie, poursuivre leur évolution vers un état d'équilibre caractérisé par un niveau d'hétérogénéité plus élevé à la condition que dans cette panmixie participe un nombre d'allèles suffisant.

4) Un dernier cas, doit encore être envisagé, ce serait celui d'un hybride entre deux familles ayant déjà cumulé de nombreux facteurs du rendement qui joueraient un rôle non négligeable dans le bon classement de l'hybride : dans ce cas la descendance au cours des multiplications doit sensiblement garder le bon niveau acquis par la F_1.

Nous avions à ce sujet constaté que des hybrides simples issus de lignées vigoureuses avaient un niveau de rendement de 25 à 38 p. 100 supérieur à celui d'hybrides simples issus de lignées faibles.

Deux hypothèses explicatives pouvaient être envisagées :

— les lignées vigoureuses pourraient être statistiquement plus hétérozygotes que les autres. Dans ce cas l'hybride simple issu de leur croisement comprendrait une proportion relativement élevée de tri et tétragéniques ce qui expliquerait son haut rendement.

— Les lignées vigoureuses possèdent effectivement des éléments dominants ou homozygotes qui sont des facteurs favorables du rendement .

Une expérience simple permet d'opter pour l'une ou l'autre de ces deux hypothèses : elle a été réalisée de 1960 à 1962. Elle consiste à faire des hybrides doubles à partir des hybrides simples de lignées faibles, et des hybrides doubles à partir des hybrides simples plus vigoureux issus de lignées fortes.

Les résultats portant sur 500 plantes de chaque type. (50 plantes de 10 hybrides doubles) ont été analysés et donnent un gain de rendement très significatif de 30,1 p. 100 en faveur des hybrides doubles issus d'hybrides simples entre lignées fortes.

On peut difficilement expliquer ici une telle différence par une structure plus hétérogène d'un type d'hybride double. Le maintien de cet avantage de 30 p. 100 semble un argument de poids pour l'hypothèse de la possibilité d'une « fixation » de facteurs du rendement dans les lignées vigoureuses. Ces facteurs se retrouveraient évidemment chez les hybrides simples et encore chez les hybrides doubles.

Il faut cependant noter que la corrélation négative citée plus haut entre les rendements des hybrides simples et ceux des hybrides doubles correspondants indique

que lorsqu'on ne choisit pas les lignées de départ spécialement pour leur vigueur, la fixation de facteurs du rendement reste peu importante.

D'une manière générale donc la sélection des meilleurs hybrides simples à la F_1 n'est pas totalement effective elle peut amener à « sortir » des éléments qui se montreront décevants par la suite. L'efficacité d'une telle sélection est en fait nettement liée aux importances relatives de la dominance et de la superdominance, les hybrides les plus prometteurs étant ceux qui seraient bien classés en F_1 par leurs combinaisons géniques et par action de la dominance et qui, au cours des multiplications F_2 F_3, etc., continueront à gagner en vigueur par une intervention plus marquée de la superdominance.

Dans la pratique de l'amélioration de la luzerne, il est nécessaire de prévoir trois générations de multiplication pour obtenir un volume de semences commercialisable.

Le sens d'évolution au passage de la F_1 à la F_2 est seul essentiel puisqu'il apparaît que la fonction d'évolution est continue et monotone.

Nous n'avons jusqu'ici qu'un nombre restreint de résultats expérimentaux dans ce domaine, il faut en effet deux années pour tester les F_1, deux années pour multiplier celles qui ont été retenues et deux années pour avoir les résultats d'essai sur F_2.

Le critère utilisé n'a pas été dans le tableau de résultats, le rendement annuel, mais simplement la quantité de matière sèche produite après un mois. Les descendances qui suivent ont été cultivées en milieu artificiel sur un mélange mi-sable mi-terreau de feuilles avec alimentation en eau deux fois par jour, éclairage continu (tubes fluorescents phytorel) pour éviter les différences de réaction à la longueur du jour (croissance différente en jours courts). Le dispositif statistique utilisé a été l'essai blocs randomisés à 4 répétitions.

TABLEAU 10

Nom de l'hybride	F_1	F_2	F_3
Pin	56	41	45
Gof	42	40	33
Min	33	37	49
Que	50	48	—
Lev	39	48	—
Gra	28	43	—
Clo	43	44	—
Poi	46	52	—

Plus petite différence significative 5,6.

Ces résultats bien que trop peu nombreux sont cependant suffisamment significatifs du comportement bien particulier des tétraploïdes :

— En particulier la moyenne des F_2 est légèrement supérieure à celle des F_1 et n'a pas du tout subi cette dévaluation de 20 à 30 p. 100 qui caractérise les plantes diploïdes.

— D'autre part comme on devait l'attendre un resserrement des rendements extrêmes s'est produit en passant de la F_1 à la F_2.

— L'étude des évolutions individuelles de ces 8 multiplications nous montre qu'il n'est pas absurde d'espérer trouver dans les bons hybrides des éléments qui maintiendront leur rendement pendant la phase de multiplication. On doit cependant noter que la sélection sur la F_1 ne doit pas être trop étroite.

— D'autres résultats de multiplication de variétés synthétiques nous avaient donné des rendements non significativement différents entre trois générations de multiplication. Dans ce cas l'analyse génétique devient plus complexe mais il n'est pas douteux que des mêmes phénomènes soient en jeu.

Cette première série d'expérimentations est complétée chaque année par des informations complémentaires. Elle vérifie de manière suffisammment nette les principales conclusions obtenues de manière plus théorique dans les paragraphes précédents.

Nous avons poursuivi, en particulier, sur des parcelles d'essai de 5 m² la comparaison des F_2 et F_3. Les dispositifs utilisés étaient des carrés latins 6 × 6 implantés à Lusignan (Le Chêne 1961) et à Dijon (1961). Il est évidemment regrettable que de tels essais n'aient pu contenir des F_1 mais il est pratiquement impossible d'obtenir des quantités de semences F_1 suffisantes pour les installer sur de telles surfaces.

L'intérêt de ces parcelles provient du fait que la tendance d'évolution F_1 et F_2 dans les quantités de matière sèche produite après un mois en conditions de culture artificielle, se retrouve sensiblement dans les rendements annuels en matière verte.

TABLEAU II

Nom de l'hybride	Production à 1 mois			Production annuelle en parcelles	
	F_1	F_2	F_3	F_2	F_3
Gof	42	40	33	75,1	75,1
Que	50	48		98,5	100,9
Clo.	43	44		87,2	80,4
Poi	46	52		88,5	103,2
Plus petite différence significative		5,6		7,2	

Cet ensemble nous a permis d'éclaircir la plupart des difficultés qui se présentaient dans un programme d'amélioration rationnelle des luzernes cultivées.

Il permet en outre d'apporter une réponse à ce problème que posait comme une hypothèse H. L. CARNAHAN lors de la 7ᵉ conférence sur l'amélioration des luzernes (Saskatoon juin 1960) : « Dans un autotétraploïde, des interactions non alléliques peuvent sensiblement contribuer à un écart par rapport à la performance prévue d'un croisement trois-voies ou d'un croisement double. Supposons que les 3 voies ou l'hybride double rendent significativement mieux que les hybrides simples faits à partir de séries de lignées autoploïdes, alors, même en l'absence de dominance, nous

aurions de fortes raisons de considérer comme réelle l'hypothèse d'allèles multiples et divers formant une base solide de la vigueur des autotrétraploïdes et de leur supériorité sur les diploïdes. Parallèlement ce fait aurait alors à être pris en considération pour la sélection des autopolyploïdes. »

CONCLUSION

L'ensemble de ce travail nous montre à quel point nous sommes loin d'avoir trouvé des méthodes absolument rationnelles pour la manipulation génétique des organismes polyploïdes.

Beaucoup de directions de recherches restent ouvertes. Parmi celles qui sont les plus prometteuses, nous ne pouvons omettre les études à faire sur l'utilisation d'une génétique des fragments chromosomiques pour l'analyse de l'hérédité des caractères quantitatifs. L'expérimentation dans ce domaine doit évidemment être étudiée et conduite avec beaucoup de soin. Les tétraploïdes ne sont un matériel de choix que pour l'étude des interactions entre allèles homologues. Lorsqu'on cherchera à mettre en évidence des effets d'épistasie, il sera bien préférable de s'adresser aux diploïdes.

En ce qui concerne l'étude de l'évolution des différentes générations de multiplications à partir d'une structure génétique définie, nos résultats ne sont encore que très partiels, mais une expérimentation assez large est en cours et devrait d'ici quelques années apporter de nombreux éléments.

La principale difficulté rencontrée dans l'étude expérimentale provient de la lenteur d'obtention des résultats. On peut, à ce sujet, critiquer le matériel végétal utilisé : la luzerne cultivée ne donne une pleine floraison que dans sa deuxième année : l'obtention d'une famille ayant subi 6 générations d'autofécondation nécessite donc 12 années de travail, après quoi chaque génération de multiplication en panmixie demande à son tour deux années. Il serait évidemment beaucoup plus rationnel de rendre artificiellement tétraploïde un végétal à cycle de reproduction très court. L'inconvénient de ce choix réside dans la difficulté d'obtention par la colchicine d'un autotétraploïde bien stabilisé et à méiose régulière.

Si nous avons conservé la luzerne, c'est avant tout parce que les problèmes d'amélioration de cette plante avaient été à la source des développements théoriques. Le rendement de cette plante fourragère pour laquelle aucune maladie ne constitue sous nos conditions un facteur limitant du rendement, est un bon critère de la vigueur végétative, donc une bonne mesure de l'hétérosis ; le travail d'analyse trouvait donc immédiatement une application pratique. Enfin, la luzerne présentait l'avantage d'être une plante dont nous connaissions parfaitement les possibilités de manipulations pratiques, ce qui nous permettait de mettre en évidence avec précision les différences quantitatives entre plantes.

Pour l'instant l'ambition de ces quelques pages est simplement d'augmenter l'efficacité de la sélection en analysant un peu la mécanique génétique et en permettant au sélectionneur de prévoir les effets structuraux des opérations qu'il effectue sur les organismes tétraploïdes.

SUMMARY

GENETICS OF TETRAPLOIDS AND PLANT BREEDING

This work originated in some observations on the manifestation of hybrid vigour in cultivated lucerne (*Medicago sativa*). This abnormal behaviour was essentially characterised by a difficulty, as the homozygosis of the parent plant increased, in recovering a high level of yield after hybridization, and the understanding of it entailed an analysis of heterogeneity in the genetic structure of an autotetraploid individual.

Logically, the various successive processes to envisage were :

— the analysis of meiosis,

— the progress towards homozygosis in consanguinous reproductive systems,

— the problems of hybridization and of re-establishment of heterozygosis,

— the evolution of the structure of the hybrid in the course of successive generations of reproduction in panmictic conditions.

The whole of this work was devoted primarily to theoretical considerations and schematic situations. It was only later that the more complex experimental results could be presented and analysed.

I. — *The schematic aspect of meiosis in tetraploids*

Meiosis in a tetraploid organism does not differ essentially from that in a diploid. However, the gametes being diploid, each initial chromosomic group consists of two centromeres which, re-grouping in two in the interphase nuclei, can give rise to different types of tetrads.

In certain cases, the two centromeres of the same interphase nucleus are connected to sister alleles. MATHER called α the coefficient which measures the frequency of meioses giving rise to this type of situation (pseudo equational meioses). The limiting values and characteristics of this coefficient α have been studied.

Knowledge of the modalities of the development of meiosis now enables us to consider the evolution of individuals in different systems of reproduction.

II. — *Progress towards homozygosis of a tetraploid individual reproduced by selfing*

Selfing brings a locus to the homozygous state with variable speed according to the constitution (quadruplex, triplex, duplex, simplex or multiplex) of the original genotype. The method of matrical calculation allows an entire formulation of the evolution of a descendant to be obtained.

One of the most characteristic elements of the tetraploid state is the slowness in reaching genetic homogeneity (after 10 generations of selfing there remain about 200 times more heterozygous types in a tetraploid family than in the descendants of the same plant in the diploid state).

III. — *Behaviour of tetraploids in panmictic conditions*

In panmictic conditions, which, in contrast to those of selfing, show a tendency to the diversification of types, one finds in polyploids that same attenuation, or abatement, of the phenomena of evolution observed in diploids.

The elements with which the study of this evolution has been pursued are the gametes, whose diverse categorie are less numerous and more easily identifiable than those of the zygotes. It appears that, in accordance with the general pattern in panmictic conditions, the interval that separates the level of frequency attained by a given generation from the final level of equilibrium, decreases at each cycle of reproduction by a constant factor, which here is $2 - \alpha/6$. This equilibrium is only established very slowly, in contrast to that which occurs in diploids in the case of the application of the HARDY-WEINBERG formula. It is shown furthermore, that the value of the final equilibrium depends completely on the conditions of development of meioses (that is to say of α) and on the internal frequencies of the alleles.

One can easily pass from the constitution of the gamete population to the structure of the zygote population. The interesting aspect for plant improvement mainly concerns the evolution of the average heterozygosis of a population in terms of its initial constitution. The study of panmictic conditions in tetraploids shows that the direction of evolution in panmictic reproduction is above all conditioned by the level of initial gamete heterogeneity, compared with the allelic wealth of the population.

IV. — *Study of the structure of the whole of the genome*

The preceding results still do not allow the whole of the experimental results to be interpreted. It was previously necessary to consider the genotypes in heir entirety and not just at the level of a particular locus.

The theory of junctions presented by Sir R. A. Fischer and elaborated by J. H. Bennett puts forward, in the case of consanguinity in tetraploids, interesting ideas about the statistical evolutions of « digenic » (simplex or duplex), « trigenic » or « tetragenic » homogeneous chromosomic lengths in progeny reproduced in selfing.

From this geometry of the structure of families subject to consanguinity, one passes easily to the structure of different hybrid types. The schematic construction in some particular cases permits crossings made between progeny to be orientated.

The study of the levels and proportions of heterozygosis in hybrids is made particularly interesting by the existence of the phenomenon of hybrid vigour. A review of the genetic explanations of heterosis shows that tetraploid material can here be an interesting instrument of analysis. In fact, a polyploid is much richer in non-equivalent heterozygous forms than a diploid : for example simplex, duplex, trigenic and tetragenic. In the hypothesis of dominance, hybrid vigour brought about by cumulative and complementary effects of genes of simple dominance ought not to make any difference of behaviour apparent between the different levels of complexity of heterozygotes. Conversely, in the framework of the theory of superdominance, a plant having a stronger proportion of « tetragenic » structure ought to be favoured in comparison with a « tri or « digenic » structure. It has been possible to trace diagrams of evolution of genotypic structures in the course of generations of reproduction, whether in selfing or in panmictic conditions, and it becomes apparently simple to follow experimentally the relations between levels of heterozygosis and vigour.

V. — *Application of the results to the improvement of Lucerne*

In the case of cultivated lucerne (*Medicago sativa*) on which the first results were applied and verified, the floral biology and the physiology of reproduction were studied first (artificial selfing, pollinic competition, techniques of hybridization, etc.)

Different genetic elements interfering in the constitution of the yield then had to be estimated. In particular, the « fixable » part of the vigour was partially determined in nurseries of spaced plants by analysis of the characteristics of about 100,000 plants (1951 to 1960). In the same material, the decrease in vigour was measured at the same time as the progress towards a more homozygous structure.

The practice of selfing successive generations of autotetraploids such as lucerne does not aim at reaching the homozygous state, which would take too long to attain, but rather at the breaking up of the allelic contents in different parent plants and the fixation of a part of the hereditary elements favourable to yield. It became clearly apparent that a level of yield acceptable in the agricultural world could not be obtained except by returning, after the phase of consanguinity, to cross-fertilisation.

The vigour of hybrid seems to a large extent to be conditioned in lucerne by two phenomena :

— a phenomenon of structure (the statistical comparison of the yields of simple hybrids, of three way hybrids, of double hybrids, corresponding to the more or less important proportions of tetragenic structure, has shown the essential role played by the whole of the genetic constitution of the individual).

— superposing on this, a phenomenon of combination between stock plants which can modify very clearly the level of vigour obtained : certain associations of alleles realising the best metabolic equilibria.

Finally, in a latter part, it was observed that the evolution of hybrid vigour in the course of generations has permitted a few grains of the hybrid F_1 to be changed into a saleable quantity of seed, and this corresponds to a large extent to the theoretical schemes which have been proposed.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Anderson V. L., Kempthorne O., 1954. A model for the study of quantitative inheritance. *Genetics*, **39**, 883-889.

Bennett J. H., 1953. Junctions in inbreeding. *Genetica*, **26**, 392-406.

Bennett J. H., 1954. Panmixia with tetra and hexasomic inheritance. *Genetics*, **39**, 150-158.

Bonciarelli F., 1960. Su alcuni accorgimenti per ridurre il tasso di autogamia nell'erba medica. *Ann. Fac. Agrar. Univ. Perugia*, **15**.

CARNAHAN H. L., 1960. Some theoretical considerations of the consequences of multiple alleles in relation to inbreeding and testing procedures in auto polyploids. *Rep. 7th Alfalfa Impr. Cong.*, 19-22.

CASTLE W. E., 1946. Genes which divide species or produce hybrid vigor. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S.*, **32**, 145-149.

CLAUSEN J., KECK D. D., HIESEY W. M., 1945. Experimental studies on the nature of species. Il Plant evolution through amphiploidy and autoploidy with example from the Madiineae. *Carnegie Inst. Washington, Publi.* 564, 174 p.

COMSTOCK R. E., Estimation of average dominance of genes. In : *Heterosis*. Gowen.

CROW J. F., 1952. Dominance and overdomiance. In : *Heterosis*, Gowen, 282-297.

GUENOT L., 1936. *L'espèce*. Paris, Doin, 310 p.

DARLINGTON C. D., 1937. *Recent advances in cytology*. London, Churchill., 2ᵉ ed., 671 p.

DARLINGTON C. D., WYLIE A. P., 1956. *Chromosome Atlas of flowering plants*. London, Allen and Unwin, 519 p.

DEMARLY Y., 1958. Contribution à l'étude des tétraploïdes. *Ann. Genet.* **1**, 25-39.

DEMARLY Y., 1957. Principaux aspects de la sélection des luzernes à la Station centrale d'Amélioration des Plantes de Versailles. *Ann. Amélior. Plantes*, **3**, 273-286.

DESSUREAUX L., 1960. Analysis of continuous variation in autotetraploid. *Rep. 7th Alfala Impr. Conf.*, 16-18.

DESSUREAUX L., 1959. Introduction to the autotetraploid diallel. *Canad. J. Genet. Cytol.*, **1**, 94-101.

DICKINSON A. G., J. L. JINKS., 1956. A generalized analysis of diallel Crosses. *Genetics*, **41**, 65-78.

EAST E. M., 1936. Heterosis. *Genetics*, **21**, 375-397.

ESSAD S., 1957. La polyploïdie et ses aspects évolutifs en relation avec l'amélioration des plantes. *Ann. Amélior. Plantes*, 199-226.

FISHER R. A., *The genetical theory of natural selection*. Clarendon, Oxford.

FISHER R. A., 1949. *The theory of inbreeding*. Oliver and Boyd, London.

GEIRINGER H., 1949. Chromatid segregation of the tetraploids and hexaploids. *Genetics*, **34**, 665-684.

HALDANE J. B. S., 1930. Theoretical genetics of autopolyploids. *J. Genet.*, **22**, 359-372.

HALDANE J. B. S., 1952. *The biochemistry of genetics*. George Allen and LTD, London. (Traduction : Biochimie et Génétique, Ph. LHERITIER et N. PLUS, Presses Universitaires de France.)

HAYMAN B. I., 1957. Interaction, heterosis and diallel crosses. *Genetics*, **42**, 336-355.

HOGBEN L., 1946. *An introduction to mathematical genetics*. Norton, New York.

HUXLEY J., HARDY A. C., FORD E. B., 1954. *Evolution as a process*. Allen and Unwin, London.

JONES D. F., 1945. Heterosis resulting from degenerative changes. *Genetics*, **30**, 527-542.

JULEN G., 1949. Clover and timothy breeding; breeding of red and Alsike clover. *Hereditas*, suppl., 44-45.

KEMPTHORNE O., 1955. The correlation between relatives in a simple autotetraploid population. *Genetics*, **40**, 168-174.

LAMOTTE M., 1951. Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepea nemoralis*. Thèse, Paris. *Bull. Biol. Fr. et Bel.* suppl. 35.

LAMOTTE M., 1952. Le rôle des fluctuations fortuites dans la diversité des populations naturelles de *Cepea nemoralis* (L). *Heredity*, **6**, 333-343.

LERNER I. M., 1954. *Genetic homeostasis*. Oliver and Boyd. London.

LERNER I. M., 1958. *The genetic basis of selection*. Wiley, New York.

LEVAN A., 1942. Plant breeding by the induction of polyploidy and some results in clover. *Hereditas*, **28** 245-246.

L'HÉRITIER Ph., 1934. Génétique et évolution. Analyse de quelques études mathématiques sur la sélection naturelle. *Actual. scient. et ind*, Hermann et Cie, Paris.

L'HÉRITIER Ph, 1937. Étude de variations quantitatives au sein d'une espèce : *Drosophila melanogaster* Meig. *Arch. Zool. Exp.*, **78**, 255-356.

L'HÉRITIER Ph., 1954. Traité de génétique. Tome II : *La génétique des populations*. Presses Universitaires de France.

LITTLE T. M., 1945. Gene segregation in autotetraploids. *Bot. Rev.*, **11**, 60-85.

LITTLE T. M., 1958. Gene segregation in autotetraploids II. *Bot. Rev.*, **24**, 318-319.

MALECOT G., 1945. La diffusion des gènes dans une population mendélienne. *C. R. Acad. Sci.*, **221**, 340-342.

MALECOT G., 1948. *Les mathématiqves de l'hérédité*. MASSON et Cie, Paris.

MATHER K., 1935. Reductional and equational separation of the chromosome in bivalents and multivalents. *J. Genet.*, **30**, 53-78.

MATHER K., 1936. Segregation and linkage in autotetraploids. *J. Genet.*, **32**, 287-314.

MATHER K., 1949. *Biometrical genetics*. Methuen, London.

MAYER R., VINCENT A. ECOCHARD R., 1951. Les populations françaises de Luzerne. *Ann. Amélior. Plantes*, 210-255.

MÉRAT Ph., 1959. Quelques applications du calcul matriciel à l'inbreeding pour les gènes liés du sexe. *Ann. Génét.*, **1**, 2, 69-82.

MUNTZIG A., 1951. Cytogenetic properties and practical value of 4 *n* rye. *Hereditas*, **37**, 17-84.

MYERS W. M., 1945. Meiosis in autotetraploid *Lolium perenne* in relation to chromosomal behaviour in autopolyploids. *Bot. Gaz.*, **108**, 304-316.

MYERS W. M., 1947. Cytology and genetics of forage grasses. *Bot. Rev.*, **13**, 319-421.

MYERS W. M., 1948. Studies on the origin of *Dactylis glomerata*. *Genetics*, **33**, 117.

QUINBY J. R., KARPER R. E., 1946. Heterosis in sorghum resulting from the heterozygous condition of a single gene that affects duration of growth. *Amer. J. Bot.*, **33**, 716-721.

RANDOLPH L. F., 1941. An evaluation of induced polyploidy as a method of breeding crop plants. *Amer. Nat.*, **75**, 347-363.

RANDOLPH L. F., 1942. The influence of hetezozygosis on fertility and vigor in autotetraploid maize. *Genetics*, **27**, 163-169.

RENIER Q., 1956. Application du calcul matriciel à la génétique des populations. *Ann. Inst. Exp. Tabac Bergerac*, **2**, 165-231.

SAKAI K., 1955. Competition in plants and its relation to selection. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **20**, 137-157.

SCHNELL F. W., Vererbungsanalysen bei quantitativer Merkmalsvariation. In : Kappert H., und Rudorf, W : *Handbuch der Pflanzenzüchtung*, 2 supl. Verlag Paul Parey, Berlin.

SEYFFERT W., 1959. Theoretische Untersuchungen über die Zusammensetzung tetrasomer Populationen. II. Selbstbefruchtung. *Z. Vererbungslehre*, **90**, 356-374.

SEYFFERT W., 1960. Theoretische Untersuchungen über die Zusammensetzung tetrasomer Populationen I. Panmixie. *Biom. Zeits.*, II, 1-44.

STEBBINS G. L., 1947. Types of polyploids : their classification significance. *Adv. Genetics*, **1**, 403-429.

SRB A. M., OWEN R. D., 1952. *Generalgenetics*. Freeman, San Francisco.

TEISSIER G. 1944. Equilibre des gènes léthaux dans les populations stationnaires panmictiques. *Rev. sci.*, **82**, 145-1459.

TEISSIER G., 1954 *a*. Sélection naturelle et fluctuation génétique. *C. R. Acad. Sci*, **238**, 1929-1931.

TEISSIER G., 1954 *b*. Conditions d'équilibre d'un couple d'allèles et supériorité des hétérozygotes. *C. R. Acad. Sci.*, **238**, 621-623.

VALDEYRON G., 1960. *Cours de Génétique.*

WRIGHTS S., 1938. The distribution of gene frequencies in populations of polyploids. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **24**, 372-377.

Ann. Amélior. Plantes, 1963, **13** (4), 401-411.

INFORMATION

CATALOGUE OFFICIEL DES MAÏS–HYBRIDES. RÈGLEMENT TECHNIQUE ET LISTES 1963

X. LASCOLS

Secrétaire de la Section Maïs du Comité technique permanent de la Sélection (*C. T. P. S.*),
Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, Versailles (*Seine-et-Oise*)

En application du décret du 22 janvier 1960 concernant le Catologue des espèces et variétés cultivées en France, la Section Maïs du Comité technique permanent de la Sélection a mis au point et adopté en janvier 1961 un règlement technique d'inscription, qui reprend les règles générales précédemment admises et qui précise certaines modalités. Le principe en reste la double épreuve : épreuve identité-pureté des géniteurs d'une part, épreuve de valeur culturale de l'hybride final d'autre part.

Les variétés inscrites jusqu'en 1961 sont passées sur une liste provisoire dont l'extinction est prévue en janvier 1965. Les nouvelles variétés et les variétés de la liste provisoire qui ont subi avec succès les épreuves d'inscription du nouveau règlement sont inscrites sur une liste dite « définitive ». Pour respecter le décret de 1960 et permettre l'amélioration progressive du Catalogue, chaque inscription sur cette liste est valable dix ans, renouvelable ensuite par périodes de cinq ans.

Les listes données résultent des inscriptions et radiations proposées par le C. T. P. S. de 1951 à 1963. La liste dite définitive, ouverte en 1961, comprend les variétés inscrites en 1962 et 1963 (arrêtés ministériels du 20 mars 1962 et du 24 avril 1963).

Des compléments au règlement d'inscription peuvent être proposés chaque année par la section. Par rapport au règlement homologué en 1961 (arrêté ministériel du 4 avril 1961), le texte présenté comporte ainsi certaines modifications et adjonctions proposées par la section lors de sa réunion du 15 janvier 1963 et rendues effectives par arrêté du 24 avril 1963.

Pour faciliter la production en France de semences hybrides de variétés étrangères, la section a ouvert en 1963 une rubrique spéciale. L'enregistrement sous cette rubrique ne comprend pas d'épreuve culturale de l'hybride final, mais une simple épreuve d'identité de ses géniteurs directs (pour un hybride double, les géniteurs directs sont les deux hybrides simples à croiser). Les semences des hybrides ainsi admis au contrôle doivent être exportées en totalité. Les conditions d'enregistrement sous cette rubrique sont précisées dans la troisième et dernière partie de cette note, dont le contenu est ainsi le suivant :

I°) Règles d'inscription.

II°) Listes des Maïs-hybrides inscrits.

III°) Rubrique spéciale pour les hybrides destinés à l'exportation.

I. Règles d'inscription (règlement technique et annexes)

A. — Règlement technique

L'inscription au Catalogue d'une nouvelle variété de maïs ne peut être proposée que si cette variété a subi avec succès deux épreuves indépendantes, portant chacune sur un minimum de deux années d'expérimentation :

a) *Épreuve culturale*, pour apprécier sa valeur par rapport aux variétés déjà inscrites.

b) *Épreuve d'identité*, destinée à contrôler l'identité et à vérifier l'homogénéité des géniteurs de la variété.

On entend par géniteur chacun des éléments constitutifs de la variété : dans le cas d'un hybride double par exemple, il s'agit de chacune des quatre lignées et de chacun des deux hybrides simples.

Cette réglementation ne s'applique pas aux types de maïs d'usage spécial comme maïs sucrés ou maïs-pop.

1°) *Demandes d'inscription, fourniture des semences et droits d'inscription*

Les demandes d'inscription doivent être adressées en deux exemplaires au secrétariat du C. T. P. S. (C. N. R. A., Route de Saint-Cyr, Versailles) avant le 15 février. Toute demande reçue après le 15 février sera reportée à l'année suivante.

Le nombre des demandes d'inscriptions concernant le même obtenteur est limité à un maximum de quatre variétés par année.

La demande doit être accompagnée des précisions suivantes :

1°) nom et adresse du demandeur,

2°) nom et adresse de l'obtenteur,

3°) nom proposé pour la variété et type d'hybride,

4°) précocité de la variété, par rapport à des témoins connus,

5°) autres caractéristiques remarquables de la variété, par rapport aux variétés déjà inscrites de précocité comparable,

6°) pour l'épreuve d'identité, qui peut n'être réalisée qu'après l'épreuve culturale si le demandeur le désire :

a) formule généalogique en précisant si cette formule doit rester secrète ou peut être divulguée.

b) mode d'obtention et degré d'homogénéité des géniteurs. Pour les géniteurs lignées pures, indiquer s'il y a lieu l'identité ou la parenté entre les lignées utilisées et des lignées connues. Sont considérées comme connues, d'une part les lignées déjà déposées en France, d'autre part les lignées entrant dans les hybrides étrangers de formule connue (hybrides à formule dite ouverte).

c) différences de précocité à la floraison entre les géniteurs.

d) éventuellement, type de stérilité mâle utilisé, avec ou sans restauration.

Semences nécessaires à fournir *chaque année d'épreuve :*

— pour l'épreuve culturale : 10 kg de semences de la variété. Dans le cas d'une variété hybride produite avec emploi partiel de femelles mâle-stériles : 10 kg du mélange commercial des formes normale et mâle-stérile, plus 1 kg de chacune des formes séparées.

— pour l'épreuve d'identité : 0,2 kg de semences de chaque géniteur.

Les semences doivent parvenir à la Station centrale d'Amélioration des Plantes, Route de Saint-Cyr, Versailles, avant le 1er mars de chaque année d'expérimentation. La non réception des semences à cette date entraîne la remise des épreuves à l'année suivante.

Droits d'inscription. Le montant des droits est fixé à :

— pour *chaque année* d'épreuve culturale 500 F

— pour l'ensemble de l'épreuve d'identité.................... 300 F

Ces sommes sont à adresser en même temps que la demande à M. le Régisseur du Centre national de Recherches agronomiques, Route de Saint-Cyr, Versailles (C. C. P. Paris 9133-74).

2°) *Réalisation des épreuves. Commission d'examen*

Les Stations d'Amélioration des Plantes de l'I. N. R. A. sont chargées de la réalisation des épreuves, sous contrôle d'une commission d'examen comprenant :

a) les responsables de cette réalisation dans chacune des stations intéressées.

b) cinq membres des organisations professionnelles : deux représentant les établissements coopératifs, deux représentant les établissements privés, et le directeur de la Fédération nationale de la production des semences de maïs.

Épreuve d'identité.

Les éléments constitutifs de la variété (lignées, hybrides simples, et éventuellement autres types de géniteurs) sont fournis sous le sceau du secret et ne sortent pas des stations officielles.

Le matériel fourni la première année est observé, autofécondé et hybridé. La deuxième année, les descendances en autofécondation des lignées sont semées en lignes généalogiques et comparées au matériel fourni par l'obtenteur. Les hybrides faits la première année sont comparés aux hybrides fournis pour chaque année d'épreuve.

D'une manière générale sont faites toutes observations et notations permettant la vérification et la description des éléments déposés, dans le but de rendre possible le contrôle de la production des semences de la nouvelle variété, conformément aux règlements de la commission officielle de contrôle des semences de maïs (C. O. C. Maïs).

Dans le cas d'un hybride pouvant être produit sans castration à partir d'une lignée mâle-stérile, les formes mâle-stériles (lignée et hybride simple) doivent également être déposées pour vérifier leur homologie par rapport aux formes mâle-fertiles normales. Cette vérification est effectuée en même temps que l'épreuve normale d'identité. Cependant, pour un hybride déjà inscrit sous sa forme normale, l'examen des types stériles peut être fait en une seule année, sans versement de droits supplémentaires. (La C. O. C. n'accepte au contrôle une production de semences avec emploi de la stérilité mâle que si cette vérification a été au préalable effectuée.)

Épreuve culturale.

Elle est faite sous forme d'essais comparatifs de rendement, par groupe de précocité, avec mise en comparaison dans chaque groupe des variétés à l'épreuve et des meilleures variétés déjà inscrites. Les essais sont répartis au mieux dans les différentes zones de culture. Le nombre d'essais établis doit être supérieur à 10 pour chaque groupe de précocité et chaque année d'expérimentation.

Définition des groupes de précocité :

Groupe 1 : variétés plus précoces que *Inra* 321 = variétés précoces.
Groupe 2 : variétés plus précoces que *Iowa* 44-17 = variétés demi-précoces.
Groupe 3 : variétés plus précoces que *Inra* 640 = variétés demi-tardives.
Groupe 4 : variétés de précocité *Inra* 640 ou plus tardives = variétés tardives.

Au départ de l'épreuve culturale, la place d'une variété dans tel ou tel groupe de précocité est déterminée d'après les indications de l'obtenteur. Si une première année d'épreuve montre que ces indications étaient nettement erronées, la variété est remise en essai dans le groupe voulu pour une nouvelle épreuve culturale.

Dans le cas d'un hybride dont une partie des semences peut être produite avec emploi de la stérilité mâle, c'est le mélange commercial qui sera mis dans le réseau des essais. Mais les deux formes séparées, normale et mâle-stérile, seront comparées dans les essais spéciaux pendant au moins un an. L'hybride ne pourra être inscrit que si les deux formes ne manifestent pas d'autres différences significatives que celles portant sur la fertilité mâle.

Dans le cas d'un hybride dont l'obtenteur prévoit la production uniquement avec emploi d'une femelle mâle-stérile, les essais seront faits avec ce seul type de semences, et, si elle est inscrite, la variété devra être exclusivement produite sous cette forme.

3°) *Critères d'inscription*

Épreuve d'identité.

Les lignées déposées doivent être fixées pour l'ensemble de leurs caractères.

Les hybrides simples doivent être homogènes et correspondre aux croisements des lignées déposées.

Les géniteurs d'un autre type (souches non fixées, variétés synthétiques...) sont jugés en fonction des données fournies par l'obtenteur, en particulier en ce qui concerne les limites de variation des différents caractères et les possibilités d'identification de chaque géniteur.

Après deux années d'observations, la commission d'examen propose une des trois conclusions suivantes :

— admission à l'épreuve d'identité,

— rejet définitif,

— ajournement pour une troisième année d'épreuve.

Épreuve culturale.

Dans chaque groupe de précocité, deux bonnes variétés sont proposées comme témoins par la commission d'examen au C.T.P.S. qui en arrête la liste. Cette liste est revue tous les ans, mais les témoins admis avant le début de l'épreuve culturale d'une variété donnée restent les seuls valables pour toute la durée de l'épreuve (1).

Ne sont pris en considération que les essais d'une précision satisfaisante. Les résultats des essais retenus et les notations faites par les stations sont la base d'une cotation de la valeur culturale de chaque variété.

Le même système de cotation est appliqué à l'intérieur de chaque groupe, la valeur moyenne des témoins du groupe servant de référence. Le détail de cette cotation est donné en annexe du présent règlement. Son principe est le suivant :

— d'une part, une note relative de rendement, la moyenne des témoins ayant la note 100,

— d'autre part, des points d'écart, positifs ou négatifs, pour les autres caractères importants et mesurables, toujours par rapport aux mêmes témoins.

A partir des résultats des différentes années d'expérimentation, on établit une note finale pour chaque variété, en ajoutant ou retranchant à la note de rendement la somme des points d'écart obtenus pour les autres caractères. La moyenne des témoins reste 100.

Conclusion de l'épreuve culturale

— Les variétés dont la note finale après deux années d'expérimentation est égale ou supérieure à 100 sont considérées comme ayant satisfait à l'épreuve culturale.

— Les variétés dont la note finale après deux années d'expérimentation est inférieure à 95 sont refusées à l'épreuve culturale.

— Les variétés dont la note finale après deux années d'expérimentation est comprise entre 95 et 100 sont ajournées et remises une troisième année en essai. Si la note finale au bout de trois années est égale ou supérieure à 98, la variété est admise ; sinon elle est refusée.

(1) pour 1962 et 1963, les témoins choisis ont été les suivants :
groupe 1 : *Inra 200* et *258*
groupe 2 : *Inra 321* et *430*
groupe 3 : *Iowa 44.17* et *Inra 570*
groupe 4 : *Funk G·75 A* et *Inra 640*.

Possibilité d'une cotation régionale

Sur demande de l'obtenteur, formulée en même temps que la demande d'inscription, la commission d'examen peut proposer de juger une variété uniquement d'après les essais faits dans une région déterminée. Le nombre total d'essais retenus pour cette cotation régionale doit être au moins égal à 12, la durée de l'épreuve culturale étant éventuellement prolongée le temps nécessaire.

B, — Annexes du règlement

1°) Précisions concernant l'épreuve d'identité

1) *Pureté des lignées déposées.*

Chaque lignée doit être fixée pour tous les caractères, qu'ils soient ou non agronomiquement importants.

La fixité se juge sur la pureté du matériel fourni pour chaque année d'épreuve et sur l'homogénéité de la descendance en autofécondation du matériel fourni la première année.

Tolérance : 5 p. 100 d'hybrides naturels ou de plantes différentes du type par un ou plusieurs caractères. Les mutants chlorophylliens ne sont pas comptés comme impuretés.

Toute lignée refusée pour défaut de fixité doit faire l'objet d'un nouveau dépôt d'échantillon ; l'épreuve culturale des hybrides correspondants doit également être recommencée si le degré d'impureté de la lignée est jugé susceptible d'affecter la valeur de l'hybride.

2) *Identité des lignées déposées.*

On peut distinguer trois cas :

a) La lignée déposée est différente de toute lignée connue : elle est reconnue comme matériel original.

En cas de contestation, pour qu'une lignée déposée soit considérée comme différente d'une lignée connue qui lui ressemble, il faut que l'effet d'hétérosis soit net, c'est-à-dire que l'hybride entre les deux lignées doit dépasser d'au moins 25 p. 100 en hauteur ou en rendement l'une ou l'autre des lignées.

b) La lignée déposée est identique à une lignée connue : cette origine doit être indiquée, à titre confidentiel, au moment du dépôt de la demande d'inscription, et le demandeur doit avoir l'accord de l'obtenteur initial de cette lignée pour pouvoir l'utiliser.

c) La lignée déposée ressemble à une lignée connue, mais présente des différences qui permettent de la distinguer :

Si ces différences sont sans importance pratique (caractères morphologiques secondaires), la lignée pourra être présentée sous la même dénomination, suivie d'un bref additif indiquant la firme responsable de ce type légèrement différent. L'accord de l'obtenteur initial reste nécessaire comme dans le cas du paragraphe b.

Si ces différences ont une importance pratique et représentent un travail d'amélioration, la lignée déposée est considérée comme matériel original. Son nom peut rappeler le nom de la lignée primitive, précédé de l'indicatif du nouvel obtenteur et suivi d'un additif indiquant la caractéristique nouvelle. L'accord de l'obtenteur initial n'est nécessaire qu'en cas d'utilisation du nom de la lignée primitive.

En cas de contestation dans tous les cas de ressemblance avec une lignée connue, l'épreuve d'identité sera prolongée le temps nécessaire à l'étude de chaque cas.

Il sera en particulier nécessaire de croiser entre elles la lignée déposée et la lignée connue qui lui ressemble, pour juger l'année suivante l'effet d'hétérosis et donc la parenté génétique : cela deman-

dera deux ans après la constatation de la ressemblance, c'est-à-dire au moins trois années d'épreuve d'identité.

Le demandeur doit indiquer lors du dépôt de la demande les cas d'identité et de parenté en précisant le travail de sélection effectué à partir de la lignée primitive.

3) *Identité des hybrides.*

Pour être inscrit sous une appellation originale, un hybride ne doit pas être identique sur le plan pratique, c'est-à-dire dans le champ de l'agriculteur, à un autre hybride déjà connu constitué à partir des mêmes lignées et des mêmes hybrides simples : des modifications « sans importance pratique » ou bien des modifications ne concernant que la production des semences (par exemple tout ce qui a trait à la stérilité-mâle, au calibrage des semences etc.), modifications portant sur une ou plusieurs lignées d'un hybride connu, ne donnent pas droit à une nouvelle dénomination de l'hybride.

4) *Caractère confidentiel de l'épreuve d'identité.*

Les lignées et hybrides simples déposés sont semés sous code dans les stations de l'I. N. R. A. et ne sont pas visités, sauf par la commission d'examen en cas de contestation entre les responsables de l'épreuve et l'obtenteur ou son représentant. Le nom et l'origine génétique des lignées déposées par un obtenteur privé ne sont pas publiés.

2°) Cotation de l'épreuve culturale

Pour chacun des caractères pris en considération :

1°) les résultats des essais retenus sont d'abord récapitulés pour chaque année d'expérimentation ;

2°) la moyenne générale par variété est ensuite calculée à partir des moyennes annuelles : sur proposition de la commission d'examen, cette moyenne générale peut être pondérée en fonction du nombre d'essais retenus pour chaque année.

A. *Le critère de base est le rendement.* Les moyennes générales, calculées en quintaux par hectare de grain à 15 p. 100 d'eau, servent à déterminer le rendement de chaque variété en pourcentage de la valeur moyenne des témoins.

Chaque variété est affectée d'une note de rendement égale à son rendement relatif, la moyenne des témoins ayant donc la note 100.

B. Les autres caractères importants sont chiffrés en *points d'écarts par rapport à la moyenne des témoins*, d'après les normes suivantes :

1°) *Précocité de floraison*

Deux jours d'avance ou de retard à la floraison femelle par rapport à la moyenne des témoins = un point en plus ou en moins.

2°) *Précocité de maturité*

a) Début de maturité : on prend la moyenne des teneurs en eau du grain dans des essais prévus à cet effet et récoltés à une humidité assez forte (moyenne des témoins de l'ordre de 35 p. 100 d'eau).

b) Dessication du grain après maturité : on prend la moyenne des teneurs en eau du grain dans les essais « rendement » récoltés à une humidité moyenne comprise entre 25 et 35 p. 100 d'eau.

Pour chacun de ces deux critères : 1 p. 100 d'eau en moins ou en plus par rapport à la moyenne des témoins = un point en plus ou en moins.

3°) *Résistance à la verse*

Le pourcentage des plantes versées est noté dans chaque essai « rendement ».

Pour l'établissement de la note de verse, on retiendra :

— les essais dans lesquels le pourcentage moyen de plantes versées est supérieur à 5 p. 100,

— les essais dans lesquels une variété présente au moins 15 p. 100 de plantes versées.

On fait la moyenne des pourcentages de verse pour chaque variété.

La note 10 est attribuée à toute variété dont le pourcentage de verse est nul. Soit « x » le pourcentage de verse de la variété, qui, sans être nul, est le plus faible.

La note « a » de chacune des variétés de pourcentage « y » sera donnée par la formule : $a = 11 - 2\,y/x$. Pour $y = x$, la note $a = 9$.

Les notes négatives sont éliminatoires (une note négative correspond à un pourcentage de verse plus de cinq fois supérieur à celui de la variété la moins versée).

La note moyenne des témoins sert de référence et chaque variété est affectée, en plus ou en moins, du nombre de points d'écart entre sa propre note et cette note moyenne.

4°) *Tolérance au froid, résistance au charbon, résistance à l'helminthosporiose*

Les notations chiffrées obtenues pour chacun de ces caractères seront traduites par une note de *0* (très sensible) à *5* (résistant ou très tolérant).

Chaque variété sera affectée, en plus ou en moins, du nombre de points d'écart par rapport à la moyenne des témoins pour chacun de ces caractères.

Sur avis de la commission d'examen, la résistance à d'autres maladies ou parasites pourra entrer en ligne de compte suivant un système analogue.

5°) *Qualité du grain*

Des points de bonification — 10 au maximum — pourront être attribués suivant des modalités proposées par la commission d'examen pour chaque cas particulier, en fonction de résultats chiffrés fournis par un laboratoire agréé par le C. T. P. S.

C. *Établissement de la note finale de chaque variété.*

On ajoute ou retranche à la note de rendement la somme des points d'écart obtenus pour les autres caractères. La moyenne des témoins reste 100.

3°) Liste provisoire (Variétés inscrites avant 1961)

La durée de la liste provisoire prévue par le décret du 22 janvier 1960 est fixée à cinq ans.

Les variétés de cette liste pour lesquelles l'obtenteur demande leur inscription sur la liste définitive seront remises en épreuve culturale à partir de 1960 et subiront deux années d'essai, au fur et à mesure des possibilités d'expérimentation, avant 1965.

Seront inscrites sur la liste définitive (inscription valable pour 10 ans, renouvelable par périodes de 5 ans) les variétés dont la note par rapport à la moyenne des témoins du même groupe sera au moins égale à 98 avec le nouveau système de cotation.

II. Listes des maïs-hybrides inscrits au catalogue (1963)

1°) *Variétés inscrites sur la liste définitive : liste A*

Les hybrides suivants ont été inscrits en 1962 et 1963 pour une période de dix ans :

— 9 hybrides franco-américains obtenus par l'I. N. R. A. : *INRA* 200, 258, 260, 270, 321, 420, 430, 570, 640,

— 5 hybrides américains, dont deux de formule connue, obtentions de stations d'État : *IOWA* 44-17 et *ILLINOIS* 31-52,

et trois de formule secrète, obtentions de firmes privées : *FUNK G. 75A, U. 352, U. 32 A.*

Le tableau 1 donne le classement des quatorze hybrides par ordre de précocité décroissante.

TABLEAU I

Maïs-hybrides inscrits sur la liste A

Groupe de précocité	Hybride	Couleur et type de grain (1)		Type d'hybride	Formule	Années d'inscription (2)
Groupe 1 (précoces)	*Inra 200*	J	CD	double	*(WH × WJ) (F7 × F2)*	1957-1963
	Inra 258	J	CD	double	*(F115 × W33)(F7 × EP1)*	1958-1963
	Inra 260 (3)	J	CD	trois-voies	*(F7 N et T × F2) × W 182E*	1961-1963
	Inra 270 (3)	J	CD	double	*(W182E N* et *T × 79A) (F7 × F2)*	1962
						196-
						196-
Groupe 2 (demi-précoces)	*Inra 321*	Bl	CD	double	*(A434 × A171) (F431 × F49)*	1959-1963
	U, 352	J	D	simple	secrète	1962
	Inra 420	J	CD	double	*(WF9 × M14) (F7 × EP1)*	1962
	Inra 430	J	CD	double	*(W153R × A374) (F432 × F52)*	1961-1963
						196-
						196
Groupe 3 (demi-tardifs)	*Iowa 44.17*	J	D	double	*(WF9 × M14) (Ia153 × B8)*	1951-1963
	Inra 570	J	CD	double	*(WF9 × M14) (F432 × F52)*	1962
						196-
						196-
Groupe 4 (tardifs)	*Inra 640*	J	CD	double	*(W64A × M14) (F64 × F68)*	1960-1963
	Funk G 75 A	J	D	double	secrète	1961-1963
	U.32 A (3)	J	D	double	secrète	1963
	Illinois 3152 (4)	J	D	double	*(WF9 × M14) (Oh43 × B14)* { *(WF9T × M14NR) (Oh43Rf × B14Rf)*	1963
						196-
						196-

(1) J = grain jaune. Bl = grain blanc.
CD = grain de texture intermédiaire corné-denté. D = grain denté.

(2) Dans le cas des variétés passées de l'ancienne à la nouvelle liste, il y a deux années d'inscription, la deuxième étant le début de la période de dix ans prévue dans la nouvelle réglementation.

(3) Hybrides dont les semences peuvent être un mélange de type normal N mâle-fertile et de type T mâle-stérile.

(4) Hybride dont les semences peuvent être produites soit normalement, soit sans castration avec utilisation d'un hybride simple femelle mâle-stérile et d'un hybride simple mâle restaureur de fertilité.

Possibilité d'utilisation de femelles mâle-stériles. — Du point de vue technique de production de semences, quatre hybrides de cette liste peuvent être produits avec utilisation de femelles mâle-stériles :

INRA 260, INRA 270, U. 32 A : sans restauration de la fertilité par le parent mâle, ce qui nécessite le mélange des types normal et mâle-stérile au stade semences commerciales.

Illinois 31-52 : avec restauration de la fertilité, d'où possibilité de production de semences commerciales entièrement sans castration.

2°) *Variétés inscrites sur la liste provisoire : liste B*

Sur le tableau 2 sont portés les noms des seize hybrides restant provisoirement inscrits. N'y figurent pas quatre hybrides qui ne sont plus produits en France et qui ont été radiés en 1963 : *Wisconsin 464* et *464 A* (groupe 3), *Wisconsin 690* et *U. 32* (groupe 4).

TABLEAU 2

Maïs-hybrides inscrits sur la liste B

Groupe de précocité	Hybride	Couleur et type de grain		Type d'hybride	Formule	Année d'inscription
Groupe 1	*C. I. V. 2.*	J	CD	double	secrète	1961
	Wisconsin 240	J	CD	double	*(WD × W9) (W85 × W15)*	1951
	Goudster	J	CD	inter-variétal	secrète	1957
	Inra 244	J	CD	double	*(WD × W9) (F22 × F10)*	1957
	Wisconsin 255	J	D	double	*(WD × W9) (WH × WJ)*	1951
	C. I. V. 7	J	CD	double	secrète	1957
Groupe 2	*U. 22*	J	D	double	secrète	1951
	Minhybrid 706	Bl	D	double	*(A188 × A166) (A34 × A171)*	1951
	U. 2	Bl	D	double	secrète	1951
	Inra 353	Bl	CD	double	*(Imp. 91 × A312) (F47 × F39)*	1958
	Wisconsin 355	J	D	double	*(W9 × M13) (Ia153 × W25)*	1951
	U. 24	J	D	double	secrète	1951
	Wisconsin 416	J	D	double	*(W9 × M13) (Ia153 × A374)*	1951
Groupe 3	*U. 26*	J	D	double	secrète	1951
	U. 28	J	D	double	secrète	1951
	U. 3	Bl	D	double	secrète	1953

En ce qui concerne le devenir des variétés de la liste provisoire, trois cas sont à considérer :

a) Variétés dont l'obtenteur n'a pas demandé l'inscription sur la liste définitive et qui seront radiées au plus tard en 1965 :

Wisconsin 240, 255, 416, *Goudster, Inra* 353,
Minhybrid 706, *U.* 24.

b) Variétés dont la cotation d'épreuve culturale 1961-1962 n'a pas permis l'inscription sur la liste définitive :

C. *I. V. 2., C. I. V. 7, Inra 244, Wisconsin 355, U. 28.*

c) Variétés en cours d'épreuve en 1963 pour l'inscription sur la liste définitive :
U. 22, U. 26, U. 2, U. 3.

III. Ouverture d'une rubrique spéciale pour les hybrydes de maïs produits en France et destinés a l'exportation

Les variétés de maïs-hybrides inscrites sur les listes officielles de pays autres que la France peuvent être enregistrées par la section Maïs du Comité technique permanent de la Sélection sous une rubrique spéciale intitulée « Hybrides destinés à l'exportation ».

A. Conditions d'enregistrement

L'enregistrement d'un hybride sous cette rubrique nécessite la réalisation préalable d'une épreuve d'identité, portant sur les géniteurs qui doivent servir à la production prévue en France : hybrides simples dans le cas de la production d'un hybride double, lignées dans le cas de la production d'un hybride simple et, d'une façon générale, les géniteurs à contrôler en France.

Cette épreuve est réalisée par les Stations d'Amélioration des Plantes de l'Institut national de la Recherche agronomique, sous le contrôle de la section Maïs du Comité technique permanent de la Sélection.

L'enregistrement peut être obtenu après une année d'épreuve. Il est valable pour 5 ans et renouvelable sur demande par période de cinq ans.

a) *Dépôt des demandes.* Les demandes doivent être adressées avant le 15 février de chaque année, en double exemplaire,au Comité technique permanent de la Sélection, section Maïs C. N. R. A., route de Saint-Cyr, Versailles (Seine-et-Oise).

La demande doit être accompagnée des indications suivantes :

1°) nom et adresse du demandeur et de son représentant en France,

2°) nom et adresse de l'obtenteur,

3°) nom et type de l'hybride,

4°) nom et origine des géniteurs,

5°) caractères descriptifs de ces géniteurs.

b) *Semences nécessaires*, à faire parvenir avant le 15 mars, à la même adresse que les demandes :

0,5 kg de semences certifiées de chaque géniteur à examiner et de l'hybride final. Les certificats accompagnant ces échantillons doivent avoir été délivrés, soit par un organisme officiel reconnu par la Commission officielle de Contrôle des semences de maïs (C. O. C. Maïs), soit par l'obtenteur.

Dans le cas où les géniteurs à examiner sont des lignées, la quantité nécessaire est abaissée à 0,2 kg de semences certifiées de chaque lignée.

c) *Droit d'inscription :* 300 francs par variété, à verser en même temps que l'on dépose la demande au Régisseur du Centre national de Recherches agronomiques, Route de Saint-Cyr, Versailles (Seine-et-Oise). C. C. P. Paris 9133-74.

d) *Épreuve d'identité.* Les géniteurs fournis doivent être identifiables et correspondre à la description donnée.

Dans le cas d'un hybride double, les parents hybrides simples doivent être homogènes pour l'ensemble de leurs caractères.

Dans le cas d'un hybride mettant en jeu des lignées dans la production prévue en France, ces lignées doivent être fixées pour l'ensemble de leurs caractères.

Dans le cas d'un hybride mettant en jeu un parent hétérogène (variété synthétique par exemple), on se reportera à la description fournie par le demandeur. La section Maïs du Comité technique permanent de la Sélection jugera si ce matériel peut être identifié et éventuellement contrôlé en France.

B. Production des semences et certification

a) *Semences de base.*

Toutes les semences de base importées devront avoir été certifiées soit par un organisme officiel reconnu par la C. O. C. Maïs française, soit par l'obtenteur.

b) *Certificat de contrôle*

Toutes les productions de semences seront contrôlées par la C. O. C. Maïs. Le certificat de contrôle officiel sera du même type que le certificat attribué aux semences commercialisées en France, mais portera la mention supplémentaire « Semences destinées à l'exportation. »

c) *Pendant la période d'enregistrement*

Une dérogation permettant une production limitée de semences en France pourra être accordée, à raison de 25 ha au maximum par hybride.

Si l'épreuve d'identité est satisfaisante, les semences produites seront certifiées normalement par la C. O. C.

Dans le cas contraire, la C. O. C. délivrera un certificat partiel portant sur les conditions de production (isolement, castration et conditionnement des semences) et non sur l'identité.

Ann. Amélior. Plantes, 1963, **13** (4).

TABLE DES MATIÈRES DE L'ANNÉE 1963

M. Arnoux. — Influence des facteurs du milieu sur l'expression de la sexualité du chanvre monoïque (*Cannabis sativa* L.). I. Action du cycle photopériodique 27

A. Berbigier. — Dégâts de froid sur une collection d'orges au cours de l'hiver 1961-1962 83

L. Decourtye. — Action de quelques substances de croissance sur la mise à fruits du Poirier 119

L. Decourtye. — Action des radiations ionisantes sur une chimère de Pommier 133

Y. Demarly. — Génétique des tétraploïdes et amélioration des plantes 307

R. Écochard. — Caractéristiques génétiques de certains *Triticum* d'Éthiopie résistants à *C. herpotrichoides* et à *P. graminis* 5

M. Gillet. — Un plan systématique de polycross pour les nombres de base pairs 269

M. Kerguelen. — Conférence européenne des herbages de montagne, Suisse, 1962. Rapport de mission 167

M. Kerguelen. — Possibilité de détection des climats homologues par des méthodes floristiques 277

X. Lascols. — Catalogue officiel des maïs-hybrides. Règlement technique et listes 1963 401

C. Marénaud. — Un nouvel indicateur de viroses du type Ring Spot : le *Prunus kansuensis* 141

C. Marénaud. — Le contrôle par indexage de l'état sanitaire des sélections de variétés et de porte-greffes d'arbres fruitiers à la Station de Recherches d'Arboriculture fruitière de la Grande-Ferrade 149

R. Marie. — Deuxième contribution à l'étude du Riz en France. Obtention de variétés nouvelles par hybridation et mutagenèse induite 175

J. Morice. — Les relations entre les espèces cultivées du genre *Brassica* et les possibilités d'amélioration du Colza (*Brassica napus* L. var. *oleifera* metzger) au moyen de croisements interspécifiques 221

J. Paquet. — Sur l'appréciation de la valeur boulangère dans divers pays Européens 253

P. Pérennec. — Le Catalogue des variétés de pommes de terre après la parution du décret du 22 janvier 1960 159

J. Picard. — La coloration des téguments du grain chez la Féverole (*Vicia faba* L.). Étude de l'hérédité des différentes colorations 97

F. Plonka. — Catalogue des variétés de lin 89

M. Rives. — Prospection préliminaire des espèces américaines du genre *Vitis* 51

G. S. Ryan, H. Heslot. — Mutations somatiques induites par des agents mutagènes chimiques et des rayonnements gamma chez des plantes d'orge hétérozygotes pour des déficiences chlorophylliennes 293

Chronique des livres 91, 291

Le Directeur-Gérant : M. L. Cagnac

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 1-1964.

Dépôt légal : 1er trimestre 1964. N° d'impression : 1539.

ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES
VOLUME 13 1963 N° HORS SÉRIE I

S. A. R. V.
- 8 AOUT 1963
DOCUMENTATION

RECHERCHES PHYSIOLOGIQUES SUR LE REPOS VÉGÉTATIF DE LA VIGNE *(VITIS VINIFERA L.)* :

LA DORMANCE DES BOURGEONS ET LE MÉCANISME DE SA DISPARITION

par

R. POUGET
Station de Recherches de Viticulture,
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Ouest,
Pont-de-la-Maye (Gironde)

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
149, rue de Grenelle - Paris (7e)

RECHERCHES PHYSIOLOGIQUES SUR LE REPOS VÉGÉTATIF DE LA VIGNE (*VITIS VINIFERA L.*) :

LA DORMANCE DES BOURGEONS ET LE MÉCANISME DE SA DISPARITION [1]

R. POUGET

Station de Recherches de Viticulture,
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Ouest, Pont-de-la-Maye (Gironde)

SOMMAIRE

INTRODUCTION

HISTORIQUE

* * *

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE ANALYTIQUE ET DESCRIPTIVE DU CYCLE VÉGÉTATIF DES BOURGEONS LATENTS

INTRODUCTION

MÉTHODE EXPÉRIMENTALE

CHAPITRE PREMIER

ÉTUDE DU CYCLE VÉGÉTATIF DES BOURGEONS LATENTS ISOLÉS

I. — DÉBOURREMENT DES BOURGEONS LATENTS ISOLÉS N'AYANT SUBI AUCUN TRAITEMENT (TÉMOIN)

A. — *Variations des durées de débourrement* (DD 50)

B. — *Variations de l'écart-type des durées individuelles de débourrement*

C. — *Observations physiologiques et morphologiques sur le débourrement*

D. — *Conclusion*

II. — DÉBOURREMENT DES BOURGEONS LATENTS ISOLÉS AYANT SUBI UN TRAITEMENT PAR LA RINDITE

A. — *Variations des durées de débourrement* (DD 50)

B. — *Variations de l'écart des durées de débourrement*

C. — *Variations de l'écart-type des durées individuelles de débourrement*

D. — *Considérations générales sur l'action de la Rindite*

(1) Ce travail a fait l'objet d'une Thèse de Doctorat ès Sciences naturelles soutenue à la Faculté des Sciences de l'Université de Bordeaux le 10 juillet 1963

III. — Détermination des phases du cycle végétatif des bourgeons latents

A. — *Phase de pré-dormance*

B. — *Phase d'entrée en dormance*

C. — *Phase de dormance*

D. — *Phases de levée de dormance et de post-dormance*

E. — *Phase de pré-débourrement*

IV. — Conclusion

Chapitre II

ÉTUDE DES CORRÉLATIONS ENTRE BOURGEONS LATENTS

I. — Relation entre la position des bourgeons sur le sarment et l'entrée en dormance

II. — Relation entre l'entrée en dormance et l'aoûtement

III. — Relation entre la position des bourgeons sur le sarment et l'intensité de la dormance

IV. — Conclusion

* * *

DEUXIÈME PARTIE

ACTION DES AGENTS PHYSIQUES ET CHIMIQUES SUR LA DORMANCE DES BOURGEONS LATENTS

Chapitre premier

ACTION DES AGENTS PHYSIQUES

I. — Evolution, au cours du cycle végétatif, de l'action de la dessiccation et des conditions de vie (aérobiose et anaérobiose) a deux températures (0 et 30° C)

A. — *Traitements effectués à la température de 0° C*

B. — *Traitements effectués à la température de 30° C*

II. — Lois d'action de la température sur la levée de dormance

A. — *Loi d'action de la température en conditions d'anaérobiose*

B. — *Loi d'action de la température en conditions d'aérobiose*

C. — *Comparaison de l'action de la température en conditions d'aérobiose et d'anaérobiose*

III. — Conclusion générale sur l'action des agents physiques

Chapitre II

ACTION DES AGENTS CHIMIQUES

I. — Action de l'acide gibbérellique

II. — Action des inhibiteurs de la respiration

III. — Conclusion générale sur l'action des agents chimiques

TROISIÈME PARTIE

ÉTUDE DES ÉCHANGES RESPIRATOIRES DES BOURGEONS LATENTS EN RELATION AVEC L'ÉTAT DE DORMANCE ET SA SUPPRESSION

Chapitre premier

VARIATIONS DES ÉCHANGES RESPIRATOIRES DES BOURGEONS ISOLÉS AU COURS DU CYCLE VÉGÉTATIF

I. — Variation a température constante de l'intensité respiratoire au cours du cycle végétatif

II. — Etablissement d'une loi d'action de la température sur l'intensité respiratoire des bourgeons

III. — Conclusion

Chapitre II

VARIATIONS DES ÉCHANGES RESPIRATOIRES DES BOUTURES A UN BOURGEON

I. — Influence de la longueur de la bouture sur l'intensité respiratoire

II. — Variations des échanges respiratoires en fonction de la température.

A. — *Influence de la teneur en oxygène sur l'intensité respiratoire. Détermination du point d'extinction*

B. — *Variations de l'intensité respiratoire et du quotient respiratoire en fonction de la température*

III. — Conclusion

Chapitre III

MODIFICATIONS DES ÉCHANGES RESPIRATOIRES PAR LES AGENTS QUI SUPPRIMENT LA DORMANCE

I. — Action des agents chimiques sur les échanges respiratoires

A. — *Action de la Rindite*

B. — *Action des inhibiteurs de la respiration*

C. — *Action de l'acide gibbérellique*

II. — Action des agents physiques sur les échanges respiratoires

A. — *Action des traitements par immersion dans l'eau à différentes températures*

B. — *Action des traitements de dessiccation*

III. — Discussion sur le mécanisme de la levée de dormance

A. — *Conclusion générale sur les modifications des échanges respiratoires par les agents de levée de dormance*

B. — *Discussion*

IV. — Conclusion

QUATRIÈME PARTIE

MODIFICATIONS MORPHOLOGIQUES DU PHLOÈME ET VARIATIONS DE L'ACTIVITÉ CAMBIALE PENDANT LE CYCLE VÉGÉTATIF

Chapitre premier

MODIFICATIONS MORPHOLOGIQUES DU PHLOÈME AU COURS DU CYCLE VÉGÉTATIF

I. — Méthode expérimentale

II. — Modifications morphologiques des dépôts de callose dans les tubes criblés

A. — *Structure des dépôts de callose pendant la période active du cycle végétatif.*

B. — *Structure des dépôts de callose pendant la période de repos du cycle végétatif.*

C. — *Conclusion*

III. — Mécanisme physiologique de la formation et de la disparition de la callose dans les tubes criblés

A. — *Conditions de formation de la callose*

B. — *Conditions de disparition de la callose*

IV. — Conclusion

Chapitre II

VARIATIONS DE L'ACTIVITÉ CAMBIALE AU COURS DU CYCLE VÉGÉTATIF

I. — Méthode expérimentale

II. — Variations de l'activité du cambium de mérithalles isolés au cours du cycle végétatif

III. — Variations de l'activité du cambium de boutures a un bourgeon au cours du cycle végétatif

IV. — Conclusion

* * *

Conclusions générales

INTRODUCTION

La Vigne cultivée occupe, dans le monde entier et en France en particulier, une place importance non seulement sur le plan économique mais également sur le plan scientifique. Plante noble, la Vigne a depuis longtemps suscité de nombreux travaux et les recherches de tous ordres dont elle a fait l'objet, notamment depuis la fin du siècle dernier, ne se comptent plus. Dans le domaine strictement physiologique cette plante présente en effet de très nombreuses particularités qui n'ont pas manqué d'attirer l'attention des chercheurs. Ces particularités, outre celles qui caractérisent toute plante pérenne à multiplication végétative, tiennent d'une part, à ce que la Vigne cultivée est originellement une liane qui est soumise à un mode variable de culture, de conduite et de taille, et d'autre part, à ce que cette plante présente une incomparable variabilité dans ses écotypes. Parmi les multiples problèmes physiologiques que pose la Vigne cultivée, il en est un qui revêt une importance particulière. C'est celui du repos végétatif annuel. Cette expression recouvre en réalité un très grand nombre de phénomènes physiologiques complexes. Le repos végétatif est, en effet, une période longue qui coïncide avec l'automne et l'hiver et au cours de laquelle les plantes subissent, sous l'action des conditions climatiques, des transformations physiologiques profondes dont le mécanisme est complètement ignoré. Parmi les organes qui sont le siège de telles transformations, figurent essentiellement les bourgeons latents qui donnent naissance à de nouveaux sarments au printemps suivant. Les bourgeons, dont le rôle est capital pour la vie de la plante et la récolte future, subissent, durant le repos végétatif, une évolution physiologique dont les étapes échappent encore à notre connaissance. L'action des facteurs climatiques et particulièrement du froid hivernal est reconnue indispensable pour supprimer leur dormance mais les exigences spécifiques des bourgeons et le mécanisme de cette action sont ignorés. Les bourgeons ne sont pas les seuls organes à subir des transformations pendant le repos végétatif. Le phloème et le cambium, pour leur part, sont des tissus dont les caractères morphologiques et les propriétés physiologiques évoluent au cours de cette période. Existe-t-il pendant le repos végétatif des rapports et des échanges entre le bourgeon latent et ces tissus qui constituent en quelque sorte son support ? Au contraire, le bourgeon se comporte-t-il comme une unité qui évolue indépendamment du reste des tissus ? Toutes ces questions restent encore sans réponse pour l'instant. On conçoit tout l'intérêt que présente, dans son ensemble, la connaissance des phénomènes physiologiques liés à la période de repos végétatif. En effet, il est nécessaire de connaître avec précision le cycle biologique des bourgeons pour mieux comprendre l'action des facteurs climatiques sur son évolution et pour le contrôler et le modifier éventuellement. Il est également nécessaire de connaître

parallèlement l'état physiologique du phloème et du cambium pour pouvoir expliquer certains phénomènes et utiliser les propriétés physiologiques de ces tissus à des fins pratiques (greffage, bouturage, taille). Toutes ces notions devraient permettre en outre de faire ultérieurement une analyse des caractères physiologiques complexes tels que la précocité de débourrement ou les exigences en froid des variétés.

Les recherches que nous avons entreprises ont pour but d'approfondir ces différents points et d'apporter une réponse aux questions qui ont été posées.

HISTORIQUE

La dormance de la Vigne cultivée (*Vitis vinifera* L.) n'a pas suscité un nombre important de travaux. Mais cette plante, appartenant aux végétaux ligneux pérennes, possède les mêmes particularités physiologiques qu'eux et se trouve soumise comme eux aux variations climatiques annuelles. De ce fait, il est impossible de la dissocier de ce groupe biologique, bien qu'elle possède, comme chaque espèce, ses propres particularités. Puisque les travaux consacrés à la dormance des plantes ligneuses sont considérables tant par leur nombre que par la diversité des espèces étudiées, nous les exposerons en premier lieu, avant de rapporter ceux qui ont trait plus spécialement à la Vigne. Ces travaux concernent la dormance des bourgeons, mais notre étude serait incomplète si nous ne considérions pas également les recherches effectuées sur les modifications morphologiques et physiologiques du phloème et du cambium en relation avec l'état de dormance des bourgeons.

I. — Dormance des bourgeons des végétaux ligneux

Avant de décrire les résultats des travaux relatifs à la dormance des bourgeons des végétaux ligneux, il est indispensable de donner des précisions sur la terminologie employée par les chercheurs. Dans ce domaine en effet, des concepts différents sont souvent désignés par le même terme et inversement le même phénomène peut répondre à des dénominations différentes. Actuellement le mot *dormance* (*dormancy*, pour les auteurs de langue anglaise) désigne un état physiologique caractérisé par une absence momentanée de croissance chez certains organes (bourgeons, graines) sans distinction de la nature de la cause responsable. L'arrêt de croissance ainsi dénommé peut avoir pour origine deux types principaux de facteurs : des facteurs externes à l'organe et des facteurs internes. Parmi les facteurs externes figurent essentiellement les conditions défavorables à la croissance (température, photopériode, nutrition, dessiccation). Chouard (1951) appelle ce type de dormance « aïtionome », Doorenbos (1953), « dormance imposée » (*imposed dormancy*), et Samish (1954), « quiescence ». On peut également considérer comme facteurs externes à l'organe les relations de corrélation entre organes qui entraînent un arrêt de croissance. Ce type d'inhibition dû à la présence des sommets végétatifs et des feuilles en voie de croissance active est désigné généralement par le terme *inhibition de corrélation*. Certains auteurs dont Doorenbos (1953) l'appellent encore *dormance estivale* (*summer-dormancy*). Lorsque le facteur qui empêche la croissance réside dans l'organe même, en l'occurrence dans le bourgeon, on est en présence d'une dormance que Chouard 1951) appelle « autonome ». La plupart des auteurs de langue anglaise, à la suite des

Chandler (1951), désignent cette dormance par le mot *repos* (*rest*). Doorenbos (1953) emploie également l'expression *dormance hivernale* (*winter-dormancy*). De nombreux auteurs confondent encore *dormance* (*dormancy*), pris dans son sens général d'arrêt de croissance attribuable à des causes variables, et *repos* (*rest*), pris dans un sens plus restreint d'arrêt de croissance dû à des causes intrinsèques. Cette notion de dormance ou repos imputable à des facteurs résidant dans le bourgeon même comporte en fait deux aspects qui sont souvent confondus dans l'esprit d'un grand nombre d'auteurs. En effet, après avoir subi l'action des températures basses pendant l'hiver, les bourgeons ont acquis la possibilité de croissance qui leur faisait défaut. Mais, si les conditions extérieures ne sont pas favorables à la croissance, les bourgeons restent encore dans un état de dormance apparente jusqu'au moment où surviennent des conditions propices. Pendant cette période, dont le début est difficile à préciser, les bourgeons ne sont plus en *repos* (*rest*) ou *dormance hivernale* puisque la cause qui s'opposait à leur croissance a disparu. Cette période de dormance est souvent désignée par les expressions *repos forcé* ou *dormance forcée*. Samish (1954) l'appelle période *d'après-repos* (*after-rest*). Beaucoup d'auteurs ne distinguent pas cette période et la confondent avec le repos ou dormance hivernale.

Signalons également l'emploi fréquent par les auteurs de langue française des termes *repos végétatif* et *repos hivernal*. Ces deux termes désignent le plus souvent, dans l'esprit de ceux qui les utilisent, la période qui sépare la chute des feuilles en automne, du débourrement des bourgeons au printemps suivant. Il va de soi qu'une telle période ne correspond pas à la définition que nous venons de donner du *repos* ou *dormance hivernale* ou *dormance autonome*, puisque cet état physiologique des bourgeons est la plupart du temps réalisé avant la chute des feuilles.

Comme nous venons de le montrer, la terminologie en usage dans ce domaine est particulière à chaque auteur ou à un même groupe d'auteurs. Une telle diversité dans la dénomination de phénomènes précis a forcément conduit à des erreurs et à des équivoques, notamment en ce qui concerne l'action des facteurs qui suppriment la dormance. Le problème se complique encore davantage quand l'auteur ne prend pas le soin de définir son vocabulaire et néglige de préciser le stade physiologique des organes auxquels ils s'intéresse.

Actuellement, une tendance nouvelle commence à se manifester tant chez les auteurs de langue française que chez ceux de langue anglaise ou allemande. De plus en plus en effet on oppose l'expression *inhibition de corrélation*, qui traduit l'absence de croissance sous l'action de facteurs extérieurs au bourgeon, au terme *dormance*, qui caractérise l'état physiologique d'un bourgeon incapable de croissance par suite de l'intervention d'une cause interne. Nous exposerons les travaux relatifs à la dormance des bourgeons telle que nous venons de la définir, en laissant de côté ceux qui ont trait à l'inhibition de corrélation proprement dite. Nous commencerons par donner une description de l'état de dormance, puis nous examinerons l'action des agents physiques et chimiques sur sa suppression avant d'exposer les causes de la dormance et les mécanismes envisagés pour l'expliquer.

A. — Description de l'état de dormance

L'état de dormance est défini avant tout par une absence de croissance des bourgeons. Les bourgeons dormants ne manifestent aucun allongement visible.

Toutefois, la plupart des auteurs s'accordent sur le fait que, pendant cet arrêt de croissance, il existe le plus souvent une activité mitotique tendant à l'élaboration d'ébauches florales ou foliaires. Mais cette activité interne est, dans tous les cas, assez réduite et n'est extériorisée par aucun symptôme apparent. On peut donc admettre, comme l'ensemble des auteurs, que l'état de dormance se caractérise par une absence d'élongation apparente du bourgeon. Pour CHOUARD (1951), l'état de dormance est « l'inaptitude à l'élongation cellulaire, entraînant l'impossibilité du débourrement des bourgeons ». Cette définition précise nous paraît devoir être retenue.

Les modifications du métabolisme qui résultent de l'apparition de l'état de dormance dans les bourgeons n'ont pas fait l'objet d'études très nombreuses jusqu'à présent. Les données dont nous disposons sont assez fragmentaires.

Au point de vue cytologique, l'entrée en dormance s'accompagne de modifications assez importantes. Peu d'observations ont été faites sur des bourgeons mais il est utile de rapporter celles de SWARBRICK (1927) qui portent sur les cellules du cambium. Cet auteur a noté en effet que le protoplasme s'opacifie et acquiert les propriétés d'un gel pendant le repos. Dès que l'état de repos a disparu le protoplasme redevient translucide et reprend les propriétés d'un sol. GENKELJ et OKNINA (1948) ont remarqué que l'entrée en dormance s'accompagne d'une contraction du protoplasme et d'une rupture des plasmodesmes. Le protoplasme se recouvre d'une couche lipoïde isolante qui réduit à la fois l'entrée de l'eau et la dessiccation. Lorsque la dormance disparaît, les plasmodesmes sont rétablis et le protoplasme reprend son volume normal. Ces auteurs ont noté ce phénomène à la fois chez des plantes à feuilles caduques (*Juglans regia* L., *Vitis vinifera* L.) et chez des plantes à feuilles persistantes (*Pinus*, *Taxus*). MEEUSE (1951) conteste la disparition complète des plasmodesmes pendant le repos. Pour KURSANOW (1956), l'état de dormance au niveau des cellules est caractérisé par une accumulation de substances lipoïdes hydrophobes qui provoquent une contraction du protoplasme avec formation de plasmodesmes. La levée de dormance consisterait, selon cet auteur, en une destruction des couches lipoïdes du protoplasme.

Les modifications d'ordre physiologique liées à l'état de dormance ont été beaucoup plus étudiées mais ne sont guère mieux connues que celles d'ordre morphologique. Tous les auteurs s'accordent sur la réduction de l'activité respiratoire pendant la dormance et également sur la diminution de l'activité enzymatique pendant cette période. Bien que l'ensemble des réactions du métabolisme subisse un ralentissement plus ou moins important, il n'en reste pas moins que les tissus dormants sont le siège de transformations biochimiques actives comme le montrent de nombreux travaux. GARDNER (1929), étudiant le Poirier, a signalé une accumulation d'hexoses et de saccharose corrélative d'une diminution de l'amidon. Il a également noté une accumulation d'acides organiques mais aucune variation dans la teneur en lipides et en azote total. Toujours sur Poirier, BAHGAT (1931) a toutefois observé une hydrolyse de lipides et une accumulation d'acides gras. De son côté, MAC DERMOTT (1941) a enregistré, pendant la dormance des bourgeons de *Liriodendron tulipifera* L., à la fois une diminution de l'amidon et des sucres solubles et une augmentation des polysaccharides autres que l'amidon. En même temps se produit une diminution de l'azote total. Des études plus récentes, portant exclusivement sur des bourgeons, ont été réalisées par BARSKAJA et OKNINA (1959). Ces deux auteurs ont remarqué notamment que la teneur en acides nucléiques des bourgeons à fruits d'arbres fruitiers était

basse pendant la dormance hivernale. Cronenberger (1959) a noté des variations dans la teneur en acides aminés et dans leur nature suivant le stade végétatif des bourgeons du Merisier. Toutes ces études, encore fragmentaires, ne permettent pas de se faire une idée exacte des phénomènes physiologiques qui se produisent dans les tissus des bourgeons dormants.

L'activité respiratoire des bourgeons pendant la période de dormance a attiré l'attention d'un nombre très restreint de chercheurs. Pollock (1953, 1960) a consacré d'intéressants travaux à la respiration des bourgeons des Erables (*Acer platanoïdes* L. et *Acer saccharum* Marsh.). Il a mesuré avec précision l'augmentation du quotient respiratoire (CO_2/O_2) au moment de l'entrée en dormance. Cette augmentation serait due, selon lui, à un accroissement du dégagement de CO_2 accompagné d'une diminution de l'absorption de l'oxygène. Dans le courant de l'automne et de l'hiver, on assiste à une baisse du quotient respiratoire qui prend une valeur voisine de l'unité. Pollock attribue cette variation essentiellement aux conditions de pénétration de l'oxygène à l'intérieur des tissus. La température jouerait, selon lui, un rôle important dans la pression partielle d'oxygène au niveau des cellules. Bahgat (1931) ne trouve pas de résultats conformes à ceux de Pollock ; il a mesuré au contraire un quotient respiratoire inférieur à 1 pendant la dormance et égal à 1 avant et après le repos hivernal de bourgeons de Poirier. Ces résultats sont confirmés par Chan-Thom (1951) qui a opéré également sur des bourgeons de Poirier. Ainsi les données sur le métabolisme respiratoire des bourgeons pendant la dormance sont en apparence contradictoires. Peut-être les espèces étudiées ont-elles un métabolisme différent pendant cette période.

Plus que les modifications des propriétés physiologiques, les variations des teneurs en auxines et en inhibiteurs dans les bourgeons dormants ont suscité de nombreux et importants travaux depuis quelques années. Successivement, Avery, Burkholder et Creighton (1937), Bennet et Skoog (1938), Malan (1939) ont montré qu'il existe pendant l'hiver une carence en auxine dans les bourgeons, ce qui explique l'arrêt de la croissance à ce moment-là. Ces auteurs ont remarqué l'apparition de l'auxine dans les bourgeons à la fin de la période de dormance, au moment du débourrement. Kassem (1944) observe de même dans des bourgeons de Poirier une très faible teneur en auxine libre en hiver, puis un accroissement progressif jusqu'au printemps. En même temps, il remarque au début de la dormance une forte teneur en auxine totale qui, d'après lui, serait la cause de la dormance. Ce n'est qu'en 1947 qu'Hemberg signale pour la première fois la présence, dans les tubercules dormants de Pomme de terre, d'un inhibiteur de croissance. L'année suivante, en 1948, il découvre un inhibiteur identique dans les bourgeons de *Fraxinus*. La disparition de cette substance inhibitrice, à la suite de l'action de facteurs qui suppriment la dormance (froid, blessure, dessiccation, éthylène-chlorhydrine), amène Hemberg à penser que l'état de dormance des bourgeons est dû à la présence de cet inhibiteur. Malgré cela, Eggert (1953) continue à prétendre que la dormance est liée à une trop forte concentration en auxines dont la diminution progressive au cours de l'hiver conduit à la reprise de la croissance à partir d'un certain seuil. Mais la découverte de Hemberg devait susciter de nombreux travaux portant sur les espèces les plus variées. Le développement des techniques d'extraction et de chromatographie permit de réaliser des progrès rapides. Ainsi, Pollock (1950), Steward et Caplin (1952), Hendershott et Bailey (1955), ont pu confirmer les travaux de Hemberg sur d'autres espèces. Ces auteurs ont signalé également la disparition de l'inhibiteur à la

fin de la période de dormance. De nombreux chercheurs ont orienté leurs travaux vers l'évolution de l'équilibre auxine-inhibiteur pendant la période de dormance. Parmi ceux-là, BLOMMAERT (1954, 1955, 1959), a consacré de nombreuses et intéressantes recherches à l'étude de l'inhibiteur de croissance présent dans les bourgeons de Pomme de terre et de Pêcher pendant la dormance. Il a noté en particulier l'action des basses températures sur la disparition de cet inhibiteur et par suite sur la levée de dormance. De leur côté, PHILLIPS et WAREING (1959) ont montré la présence d'un inhibiteur de croissance dans les bourgeons d'Erable sycomore (*Acer Pseudoplatanus* L.) pendant l'hiver, et sa disparition progressive jusqu'au débourrement. Ces auteurs ont réussi également à démontrer que cet inhibiteur est synthétisé dans les feuilles pendant la nuit et transporté ensuite dans les bourgeons pendant le jour. ALLARY (1959, 1960, 1961) a également retrouvé dans les bourgeons du Chêne (*Quercus pedunculata* Ehrh.) un inhibiteur analogue au complexe inhibiteur β de BENNETT-CLARK, qui disparaît peu de temps avant le débourrement pour reparaître immédiatement après. DENNIS et EDGERTON (1961) ont signalé la présence d'un inhibiteur dans les écailles des bourgeons de Pêcher et sa disparition au moment du débourrement. Tous ces auteurs mentionnent généralement une évolution inverse de la teneur en inhibiteur et de la teneur en substances de croissance. La disparition de la substance inhibitrice s'accompagne le plus souvent d'une augmentation parallèle de la quantité de substances stimulantes. Des résultats analogues ont été rapportés par KAWASE (1961) pour des bourgeons de *Betula*, par ALLEN (1960), pour des bourgeons de *Pinus australis* Michx. et par COUVY (1962) pour des bourgeons et des pousses de *Pinus pinaster* Sol. Si un inhibiteur a pu, d'une manière générale, être mis en évidence au même Rf dans des fractions acides ou neutres d'extraits de bourgeons, on ne connaît encore rien de sa nature chimique et on ignore s'il est le même pour toutes les espèces ou si sa composition diffère d'une espèce à l'autre. Beaucoup d'auteurs préfèrent remplacer le mot inhibiteur par l'expression *complexe inhibiteur*. Cependant des travaux récents ont été consacrés à cette question. Pour HENDERSHOT et WALKER (1959), l'inhibiteur isolé à partir de bourgeons de Pêcher dormants serait la naringénine (5, 7, 4-trihydroxyflavanone). Pour HOUSLEY et TAYLOR (1958), le complexe inhibiteur β de BENNETT-CLARK comprend de la scopolétine, des acides gras insaturés, des acides aliphatiques et de l'acide azalaïque. Pas plus que la nature exacte n'est connu actuellement le mode d'action de cette substance, qui inhibe la croissance du coléoptile d'avoine ou de blé. Il est pour l'instant démontré que la présence de cet inhibiteur dans les bourgeons en l'absence d'auxine est incompatible avec la croissance.

Nous venons de définir l'état de dormance en étudiant les modifications d'ordre morphologique et physiologique des bourgeons pendant cette période de leur cycle végétatif. Il importe maintenant d'examiner l'action des agents qui lèvent la dormance. Nous envisagerons en premier lieu l'action des agents physiques puis celle des agents chimiques.

B. — ACTION DES AGENTS PHYSIQUES SUR LA LEVÉE DE DORMANCE

Les agents physiques qui sont efficaces pour supprimer la dormance sont nombreux et variés. On peut les répartir de la façon suivante : le froid, la chaleur, la dessiccation, les traumatismes. Nous examinerons successivement l'action de chacun de ces facteurs.

1) *Action du froid*

Dans les conditions naturelles il est généralement admis que la dormance des bourgeons est supprimée par suite de l'action du froid hivernal. Depuis très longtemps cette notion est connue. Dès 1885, Muller-Thurgau a constaté le rôle du froid sur la sortie de dormance. Chandler (1934, 1951) a été un des premiers à remarquer que la durée de séjour au froid nécessaire pour assurer le départ de la végétation n'était pas la même pour toutes les espèces, et au sein d'une même espèce, pour toutes les variétés. De ces observations est née l'expression *besoin en froid*, qui est la traduction littérale de l'expression anglaise « *chilling requirement* ». Lorsque ce besoin en froid n'a pas été satisfait, à la suite notamment d'un hiver trop doux, le débourrement des bourgeons est retardé et échelonné dans le temps. Les pousses issues de ces bourgeons sont la plupart du temps anormales et les inflorescences qu'elles portent peuvent être également déformées et stériles. On constate fréquemment des chutes de bourgeons à fleurs, notamment chez le Pêcher. Brooks et Philp (1941), Chandler (1951), Brown (1952), et Overcash (1959) ont décrit de nombreux symptômes de dégâts sur arbres fruitiers, consécutifs à des insuffisances de froid. L'incidence pratique de ce phénomène est considérable dans certains pays à hivers doux (Californie, Afrique du Sud, Israël, Afrique du Nord, et même certaines régions du Sud de la France). Ce sont surtout les auteurs américains qui se sont intéressés à cette question et qui continuent d'ailleurs à y attacher une grande importance. A la suite de Chandler, ils considèrent comme températures basses, efficaces sur la levée de dormance, les températures inférieures à 7° C. Toutefois d'autres auteurs proposent d'autres seuils de températures : pour De Villiers (1947) ces seuils seraient 9° C pour le Pommier et 12° C pour l'Amandier. Les besoins en froid des espèces ou variétés sont chiffrés en sommes d'heures à température inférieure ou égale à 7° C, notamment par Yarnell (1940), Darrow (1946), Weinberger (1950), et Eggert (1953). Cette notion d'exigences en basses températures est maintenant entrée dans le domaine de la pratique courante et intervient pour une très large part dans le choix des espèces ou variétés à cultiver dans des régions où les conditions thermiques hivernales ne sont pas assez rigoureuses. Des études précises et très détaillées ont été faites à la fois sur les besoins en froid et sur le mode d'application des basses températures. Bennett (1949) a notamment remarqué que les exigences des bourgeons en températures basses étaient augmentées si les périodes de froid alternaient avec des périodes plus chaudes.

Black (1953) a signalé, dans le même ordre d'idée, une relation entre une chute accrue de bourgeons et une exposition à de courtes périodes de températures élevées pendant l'hiver. Overcash et Campbell (1955) notent pour leur part qu'une alternance de froid et de chaleur annule les effets du froid. Cette notion nouvelle dont la portée, à la fois théorique et pratique, peut être très grande, demande à être précisée par des expériences systématiques.

2) *Action de la chaleur*

Dès 1908, Molisch a montré l'efficacité du bain chaud sur la levée de dormance. En immergeant des rameaux dormants de diverses espèces dans de l'eau à 30-40° C pendant des durées variant de 9 à 12 heures cet auteur a réussi à rendre les bourgeons aptes à la croissance sans avoir recours à un séjour à basse température. Molisch a

appliqué cette méthode à de nombreuses espèces ligneuses et recherché l'optimum thermique pour chacune d'elle. Il a remarqué également que la durée de séjour dans le bain chaud nécessaire pour lever la dormance était d'autant plus courte que les organes avaient été soumis préalablement à une plus longue période de froid naturel. Cette méthode a été utilisée surtout pour les plantes florales, soumises à un forçage artificiel après le traitement par la chaleur (Lilas, Forsythia, Azalée, etc...). Si certaines espèces répondent bien à ce traitement, d'autres par contre se sont révélées réfractaires (Hêtre).

Boresch (1924) a confirmé les travaux de Molisch et insisté sur la nécessité de la combinaison de températures élevées et de conditions d'anaérobiose. Vegis (1932), opérant sur des bourgeons d'*Hydrocharis* a montré que, entre 36 et 48° C l'efficacité du bain croît selon une progression géométrique alors que la température croît selon une progression arithmétique. Il en a déduit l'existence d'un coefficient d'action thermique (Q 10) dont la valeur calculée est de l'ordre de 59. Au-dessus d'une température de 48° et jusqu'à 55° C, la durée minimum du séjour est de l'ordre de 15 secondes. Cette durée ne peut pas être réduite davantage car la pénétration de la chaleur à l'intérieur des tissus n'aurait pas le temps de se produire.

L'action du bain chaud est considérée par tous les auteurs comme efficace uniquement pour les organes traités et non pour les organes voisins d'un même rameau. Cependant Krasnosselskaya et Richter (1942) ont montré sur *Populus* et *Fraxinus* qu'un séjour prolongé de 17 à 24 heures dans un bain chaud de 30° C, est capable de supprimer la dormance des bourgeons voisins non soumis au traitement. Ces auteurs admettent l'existence d'un stimulus qui prend naissance dans les bourgeons traités et circule dans le xylème sans polarité. Actuellement ces travaux n'ont été ni confirmés, ni infirmés.

3) *Action de la dessiccation*

A défaut de recherches précises, nous disposons de nombreuses observations faites depuis longtemps sur des espèces variées et qui tendent à montrer le rôle favorable joué par la dessiccation sur la levée de dormance des bourgeons. Ainsi Howard, dès 1906, a remarqué qu'une faible dessiccation avait le pouvoir de rendre des branches de Marronnier aptes au forçage, c'est-à-dire de supprimer l'état de dormance. De nombreux observateurs ont remarqué, sur des arbres forestiers ou fruitiers, des foliations et des floraisons anticipées survenant en automne pendant une période humide précédée d'une longue période sèche. Souvent d'ailleurs, une défeuillaison plus ou moins importante peut se produire à la suite d'une longue sécheresse estivale. Dès les premières pluies automnales, on assiste fréquemment à un débourrement anticipé de bourgeons à bois ou à fleurs, qui ne peut être interprété autrement que par une levée de dormance causée par la dessiccation. Chouard (1951) rapporte quelques exemples de ce phénomène sur Cerisier, Pommier et Lilas. Alvim (1960) a montré que pour lever la dormance des bourgeons à fleurs du Caféier il faut une période sèche sans irrigation. Il n'y a pas de levée de dormance avec une irrigation continue.

Le rôle de la dessiccation sur la levée de dormance, bien que mis en évidence dans de nombreux cas, n'est pas toujours facile à établir avec certitude. Des études systématiques restent à entreprendre pour préciser les modalités d'action de ce facteur naturel important qu'est la dessiccation.

4) *Action des traumatismes*

Depuis longtemps il a été reconnu que les blessures faites aux bourgeons dormants entraînent une levée de dormance. Dès 1911, WEBER obtenait un débourrement avancé à la suite d'une piqûre ou d'une compression sur des bourgeons de Lilas, de Tilleul et d'arbres fruitiers. D'autres traitements (injection d'eau, suppression des écailles, immersion dans un liquide corrosif tel que l'acide sulfurique concentré) ont donné de bons résultats. HOWARD (1906), JESENKO (1911), COVILLE (1920) et DOSTAL (1942) mentionnent également l'action favorable des blessures sur la levée de dormance. HABERLANDT, en 1921, a émis l'hypothèse que cette action spécifique des blessures était imputable aux hormones de blessure (nécrhormones) formées après un traumatisme. A l'heure actuelle cette hypothèse n'a pas encore été vérifiée et l'on ne sait pas si l'acide traumatique, dont le rôle a été mis en évidence dans les phénomènes de cicatrisation, est un agent actif sur la suppression de la dormance dans le cas de bourgeons lésés.

On peut rattacher aux traumatismes les rayonnements (rayons X ou rayons du Radium) dont l'efficacité sur la levée de dormance a été signalée à la fois par WEBER (1911) et par MOLISCH (1912, 1914). L'action de ces traitements par irradiation est peut-être attribuable aux radiolésions provoquées par les rayonnements et qui sont à l'origine de la formation d'hormones de blessure. Quoi qu'il en soit les données sur cette question sont trop fragmentaires et trop imprécises pour permettre d'avancer une hypothèse sur le mode d'action de ces facteurs.

C. — ACTION DES AGENTS CHIMIQUES SUR LA LEVÉE DE DORMANCE

La découverte par JOHANNSEN dès 1896, de l'action efficace de l'éther sur le débourrement de bourgeons de Lilas dormants, a été à l'origine de l'emploi de techniques de forçage pour de nombreuses plantes ornementales. Des études nombreuses et des observations précises ont contribué, au début du XX^e siècle, à la mise au point de méthodes « d'éthérisation » destinées à provoquer une croissance anticipée d'espèces florales et forestières variées. Les auteurs de ces travaux sont nombreux : LEMOINE (1903), MAUMENE (1903), AYMARD (1904). Parmi les espèces soumises avec succès au traitement par l'éther il convient de ranger : le Forsythia, le Coudrier, le Rosier. JOHANNSEN (1896) proposait, pour lever la dormance des bourgeons de Lilas, de placer des plantes entières pendant 48 heures dans un local chauffé à 18° C et renfermant une quantité d'éther de 35 à 40 grammes pour 100 litres d'atmosphère. Ce même auteur a montré également qu'il était possible de remplacer l'éther par un autre anesthésique, le chloroforme. Les modalités de ces traitements ont été définies avec le plus grand soin. C'est ainsi qu'on a remarqué le rôle important joué par la température au moment de « l'éthérisation » : une température trop basse est inefficace, et inversement une température trop élevée devient rapidement létale. De nombreux auteurs ont aussi attiré l'attention sur le danger que faisait courir aux bourgeons un traitement effectué après la levée de dormance dans les conditions naturelles.

En plus de l'éther et du chloroforme, d'autres substances ont été essayées pour supprimer la dormance. Certaines sont efficaces sous forme gazeuse. Parmi elles il convient de citer l'acétaldéhyde, l'acétone, l'alcool éthylique, dont l'action a été reconnue par BORESCH en 1926, l'acétylène, le camphre, le gaz d'éclairage, le thymol que MOLISCH a reconnues efficaces en 1916.

WEBER (1916), de son côté, a obtenu une levée de dormance avec du formol, de l'azote, de l'hydrogène, du CO_2.

D'autres substances agissent sous la forme liquide et sont appliquées en solution à des concentrations variables ou en injection. C'est ainsi que HOWARD (1906) a employé l'acide acétique, l'oxalate d'ammonium, le sulfate de cuivre, l'alcool éthylique, le nitrate de sodium, l'acide oxalique et le chlorure de potassium. WEBER (1916) a obtenu sur le Tilleul des résultats positifs avec de l'eau oxygénée. Pour sa part NIETHAMMER (1926) a mis en évidence l'action plus ou moins efficace de substances aussi variées que les sels de manganèse, l'éosine, le sulfate de zinc, le bleu de méthylène, l'aesculine, et la chlorophylle. La liste des auteurs et des produits que nous venons de donner n'est pas exhaustive. Cependant il importe de remarquer, d'abord que ces agents sont la plupart du temps sans aucune parenté chimique entre eux, et ensuite que leur efficacité n'a pas toujours été établie dans des conditions expérimentales bien définies et sur des organes végétaux dont l'état physiologique était bien connu.

Des travaux plus nombreux et plus approfondis ont été menés par WEBER (1918) et GASSNER (1925). Ces deux auteurs ont montré l'action favorable des cyanures et de l'acide cyanhydrique sur la suppression de la dormance de bourgeons de Lilas, de Chêne et de Marronnier. L'immersion dans une solution de cyanure de potassium et le séjour dans une atmosphère d'acide cyanhydrique gazeux sont également efficaces. Ces auteurs attribuent cette action au blocage de la respiration et par suite à la formation dans les tissus de substances qui stimulent la croissance.

Il faut attendre 1928 et les travaux de DENNY et de son école (MILLER, GUTHRIE, THORNTON) pour voir apparaître des notions nouvelles dans le domaine des agents chimiques de levée de dormance. Ces chercheurs se sont intéressés uniquement à la Pomme de terre mais, comme leurs découvertes ont été appliquées avec succès aux plantes ligneuses, il est indispensable de rapporter ici leurs travaux. Les produits essayés par DENNY et STANTON (1928) sont innombrables. Ceux qu'ils ont retenus pour leur efficacité appartiennent d'une part aux dérivés des carbures d'hydrogène et d'autre part aux composés organiques à base de soufre. Parmi les premiers, la monochlorhydrine du glycol est l'agent le plus actif, tant en solution que sous forme gazeuse. Sont également efficaces à des degrés divers : le dichlorure d'éthylène, l'éthylène chlorhydrine, le chlorure de propylène, la vinyl-chlorhydrine, le tétrachlorure de carbone, le bromure d'éthyle, l'iodure d'éthyle, le chlorure de méthyle, etc. Ces substances peuvent être employées pures ou en mélange (BARBIER, 1954 ; THORUP, 1957). Le deuxième groupe de substances comprend les composés organiques sulfurés : la thiourée et les thiocyanates de sodium et de potassium. D'autres substances appartenant au même groupe présentent une activité satisfaisante quoique plus faible : dithiocarbamate d'ammonium, éthylmercaptan, acide sulfhydrique.

Enfin le glutathion, tripeptide sulfuré, serait lui aussi efficace, d'après GUTHRIE (1940), sur les bourgeons de Pommier et de Poirier. Le même auteur a trouvé qu'un certain nombre d'agents de levée de dormance tels que l'éthylène chlorhydrine, l'alcool éthylique et l'acétaldéhyde stimulent la synthèse du glutathion dans les tissus. L'action de tous ces composés organiques sulfurés serait due, toujours selon GUTHRIE, à la présence du groupe sulfhydrile SH dont le rôle est important dans le fonctionnement des enzymes.

Un autre groupe de substances, constitué de composés phénoliques, a manifesté

une certaine action sur la levée de dormance. Ces substances, dont certaines sont employées pour les traitements d'hiver des arbres fruitiers, agissent par trempage et par pulvérisation huileuse ou aqueuse. CHANDLER a signalé dès 1937, que le dinitro-cyclohexylphénol était capable de lever la dormance des arbres fruitiers. WEINBERGER (1939) et GUTHRIE (1941) ont expérimenté de nombreux composés phénoliques et montré l'efficacité du para-thiocrésol, du 4 chloro-ortho-phénylphénol, de l'α-nitronaphtalène, de l'ortho-chlorophénol, du 2,4-dinitrophénol. Des applications pratiques ont été retirées de tous ces travaux par OBERLÉ et ses collaborateurs (1944), par SAMISH (1945), par BOYCE, CHANDLER et KIMBALL (1946) et par BLACK (1953). Le produit le plus efficace s'est révélé être le dinitro-ortho-crésol (DNOC) qui lève la dormance des bourgeons de Pêcher, de Pommier et de Prunier, après pulvérisation en mélange avec des huiles minérales.

Les auxines, dès leur découverte, ont été essayées pour lever la dormance des bourgeons. En 1938, BOYSEN JENSEN ne réussit pas à réveiller des Lilas dormants après immersion dans l'acide indolacétique. Cependant la même année, AMLONG et NAUNDORF, obtinrent une levée de dormance en pulvérisant la même substance. BENNETT et SKOOG (1938), dans le même temps, provoquèrent un débourrement anticipé de bourgeons de Poirier, Pêcher et Pommier, à la suite d'une immersion dans une solution d'acide indolacétique. Toutefois cette avance était moins grande qu'à la suite de l'absorption d'extraits de levure. BORGSTROM, en 1939, montra également l'efficacité de l'acide indolacétique sur la suppression de la dormance chez *Betula*, *Fagus* et *Quercus*. Toutes ces expériences ont souvent été plus ou moins contestées en raison de la discordance des résultats. Depuis cette époque peu de recherches ont été entreprises sur ce même sujet. A l'heure actuelle, on utilise les substances de croissance (acide naphtalène acétique, acide 2,4-dichlorophénoxyacétique) en pulvérisation pour retarder le débourrement des bourgeons au printemps (MITCHELL et CULLINAN, 1942 ; TUKEY et HAMNER, 1949). L'action des auxines sur la dormance n'est pas encore élucidée et de nouvelles recherches sont encore nécessaires avant d'en connaître le mécanisme exact.

Enfin un dernier groupe de substances, découvert récemment, les gibbérellines, est depuis quelques années, à l'origine de travaux importants sur la levée de dormance des bourgeons. Parmi ses nombreuses propriétés, l'acide gibbérellique possède celle de supprimer la dormance de certaines espèces ligneuses. DONOHO et WALKER (1957) ont réussi à faire entrer en végétation des bourgeons de Pêcher dormants après une pulvérisation d'acide gibbérellique. Les mêmes auteurs n'ont pas obtenu de résultats identiques sur Pommier. BROWN (1960) a remarqué que l'acide gibbérellique stimule le développement des bourgeons de Poirier, seulement après la levée de dormance naturelle, et provoque même des avortements d'inflorescences si les pulvérisations sont faites pendant que la dormance est intense. Par contre COOPER et PEYNADO (1958) signalent une action efficace de l'acide gibbérellique sur la levée de dormance des *Citrus*. De même, MODLIBOWSKA (1960) a obtenu un résultat analogue sur Cassis. Comme il ressort des données acquises jusqu'à présent, l'action de l'acide gibbérellique dépend beaucoup de l'espèce et aussi des conditions et modalités d'application du traitement.

La liste des agents chimiques capables de supprimer la dormance des bourgeons est très longue, comme nous venons de le montrer. Toutefois la diversité des substances en cause, qui ne s'oppose pas cependant à leur répartition en groupes de

structure chimique voisine, n'a pas permis jusqu'à maintenant d'avancer la moindre hypothèse sur un mécanisme unique d'action. Il est probable que cette diversité est à l'image des multiples aspects du phénomène complexe de la dormance.

D. — Hypothèses émises sur les causes de la dormance

Les nombreux chercheurs qui ont entrepris de définir les causes du phénomène de dormance ont souvent confondu les causes et les effets. Il est vrai que cette confusion est très facile à commettre car la limite entre les deux n'est pas tranchée avec netteté. En effet, considérant par exemple la réduction de la respiration, il est aussi juste, en l'état actuel de nos connaissances, de prétendre que cette réduction de respiration est à l'origine de l'état de vie ralentie qui caractérise la dormance, que d'affirmer au contraire, que cette diminution est une conséquence directe de l'arrêt de croissance. Souvent, d'ailleurs, les auteurs ont été conduits à formuler des hypothèses sur les causes de la dormance à la suite de l'action favorable de certains agents sur sa suppression. Nous allons envisager quelques-unes des hypothèses avancées en précisant les arguments sur lesquels s'appuient leurs auteurs.

Tout d'abord, Klebs, en 1911, affirmait que l'état de dormance était caractérisé par une diminution ou une suppression de l'activité enzymatique. Pour cet auteur, la cause de cet état résidait dans le ralentissement du fonctionnement des diastases qui hydrolysent l'amidon par suite de la trop grande teneur des tissus en ce produit de réserve. Cette hypothèse a été considérée comme équivoque et n'a pas été reprise depuis.

Une autre hypothèse, plus solide, est celle de la structure protoplasmique. Nous avons signalé plus haut les modifications de structure qui surviennent dans le protoplasme des cellules pendant la dormance. Samish (1954) pense que la diffusion des gaz et des grosses molécules en solution peut être entravée par la structure physique du protoplasme qui est alors celle d'un gel, et que, par suite, le contact entre enzyme et substrat est rendu difficile ou impossible. La rupture de cet état quiescent du protoplasme, après application de procédés de levée de dormance, rétablirait des conditions favorables au bon fonctionnement des enzymes et à la synthèse d'énergie pour la croissance. Ces conceptions s'appuient sur de nombreux travaux, parmi lesquels il faut citer ceux de Swarbrick (1927), Bunning (1948), Genkejl et Oknina (1948), Kursanow (1956). Bahgat (1931), de son côté, a noté une augmentation de l'eau liée au moment de l'entrée en dormance, suivie d'une diminution progressive, sous l'action du froid naturel ou rapide si la dormance est levée par un agent artificiel. Cette modification de la structure physique du protoplasme conduit à une diminution de la perméabilité cellulaire. Certains auteurs pensent que cette diminution est à l'origine de la dormance puisque la perméabilité cellulaire est rétablie à la suite de l'application d'un traitement par la monochlorhydrine du glycol (Miller, Guthrie et Denny, 1936), ou par l'éthylène chlorhydrine (Guthrie, 1940). Chouard (1951) suppose que l'existence des synapses lipo-protidiques colloïdaux est à l'origine des modifications de la perméabilité des membranes et des capacités d'hydratation du cytoplasme. Il s'appuie pour cela sur le fait que, durant « l'éthérisation », la teneur en phosphore lipidique augmente considérablement, par suite peut-être de l'action de l'éther qui accroît l'activité enzymatique responsable de la libération des phospholipides solubles, à partir des complexes lipo-protidiques insolubles.

Dès 1935, une nouvelle hypothèse sur les causes de la dormance fut formulée. BOYSEN JENSEN suggéra alors que la dormance était due à une carence en auxines, comme semblaient le prouver AVERY, BURKHOLDER et CREIGHTON (1937) qui ne décelèrent aucune trace d'auxine dans les bourgeons dormants d'*Aesculus* et de *Malus*. Cette hypothèse a été vérifiée maintes fois depuis cette époque et pour de nombreuses espèces végétales. Jusqu'en 1948 on supposa donc que l'arrêt de croissance observé pendant la dormance était dû uniquement à une absence totale d'auxine dans les tissus. Mais c'est alors que la découverte d'un inhibiteur de croissance dans les bourgeons dormants de Pomme de terre et de Frêne introduisit une notion nouvelle dans ce mécanisme simple. Depuis, de nombreux travaux, que nous avons signalés plus haut, ont confirmé l'existence quasi-constante d'un inhibiteur ou d'un complexe inhibiteur dans les organes dormants. D'où, l'apparition d'une théorie nouvelle, avancée par plusieurs chercheurs dont PHILLIPS et WAREING (1959), et d'après laquelle l'entrée en dormance résulterait de la migration dans les bourgeons d'un inhibiteur de croissance formé dans les feuilles. Récemment, PHILLIPS (1962) a suggéré un nouveau mécanisme. Pour lui, il existerait dans les bourgeons dormants de Pêcher, à la fois des gibbérellines naturelles et un inhibiteur endogène, la naringénine, dont la concentration serait suffisante pour neutraliser l'action des gibbérellines et empêcher ainsi la croissance. La dormance, qui résulterait donc d'une interaction entre les gibbérellines et un inhibiteur naturel, disparaîtrait quand l'équilibre entre ces ceux types de substances serait rompu. La rupture de cet équilibre survient, en conditions naturelles, à la suite d'une diminution de la teneur en inhibiteur, et en conditions contrôlées, après un apport de gibbérelline exogène. A l'heure actuelle on ne sait pas encore si l'impossibilité de croissance qui caractérise l'état de dormance est imputable à une carence en auxine, à une carence en gibbérelline, à la présence d'un complexe inhibiteur ou à la résultante d'une interaction entre les trois. Quoi qu'il en soit, des recherches ont été entreprises pour élucider le mécanisme d'action de ce complexe inhibiteur, notamment par MARINOS et HEMBERG (1960). Peut-être est-ce là que réside la cause fondamentale de l'arrêt de croissance.

Signalons enfin une dernière hypothèse, soutenue par quelques auteurs, et selon laquelle l'entrée en dormance des bourgeons serait sous la dépendance de la photopériode. On a remarqué depuis longtemps que certaines espèces ligneuses, soumises à un éclairement continu ou à des jours longs, prolongent leur croissance pendant un temps variable avant d'entrer en dormance. Par contre GARNER et ALLARD (1923) ont montré sur *Malus* que les jours courts retardent l'entrée en dormance. VAN DER VEEN (1951) a constaté l'inverse sur Pêcher et Peuplier : les jours courts hâtent l'apparition de la dormance. En revanche OLMSTED (1951) rapporte que pour *Acer saccharum* Marsh. il n'existe aucune relation entre la photopériode et le début ou la fin de la dormance. Tous ces faits et ceux mentionnés également par WAREING (1956) et NITSCH (1957), suffisent à montrer que le photopériodisme n'est pas dans tous les cas la cause de l'entrée en dormance. Il semble, à ce sujet, que le comportement particulier des espèces et des variétés à l'égard de la longueur du jour explique les divergences enregistrées. Si le photopériodisme peut être rendu responsable de l'entrée en dormance de certaines espèces, il ne peut en aucun cas être considéré comme la cause unique et déterminante de ce phénomène physiologique.

En conclusion, il apparaît que si les causes invoquées pour expliquer l'apparition de la dormance sont nombreuses et variées, aucune n'est suffisante en elle-

même. Toutefois il est vraisemblable que les hypothèses qui font appel à l'action antagoniste des auxines et des inhibiteurs de croissance sont celles qui paraissent les moins éloignées de la réalité. Il est également probable que le mécanisme complexe de l'entrée en dormance consiste en une interaction étroite entre le photopériodisme, les facteurs auxiniques et inhibiteurs et les modifications structurales et physiologiques du protoplasme.

II. — Dormance des bourgeons de la Vigne

Les travaux consacrés à la dormance de la Vigne sont évidemment beaucoup moins nombreux que ceux qui concernent les végétaux ligneux en général. Pour les décrire nous adopterons le même plan que précédemment.

A. — Description de l'état de dormance

Aucune étude portant sur les modifications cytologiques des bourgeons pendant la dormance n'a été faite jusqu'à présent. Cependant des travaux récents ont été consacrés à la description de la période de dormance et aux conditions de son apparition. C'est ainsi que Huglin (1958), au cours d'une étude fort complète sur les bourgeons de la Vigne, a étudié le phénomène de dormance sur des plantes en place. Il a remarqué notamment que l'inhibition corrélative est remplacée dans les bourgeons par la dormance qui s'établit progressivement de la base au sommet du sarment. Nigond (1961), travaillant à Montpellier sur le cépage *Aramon*, a, de son côté, entrepris une étude détaillée de la dormance des bourgeons. Il a noté comme Huglin, l'existence d'une « phase d'installation de la dormance » qui s'étend de juillet à fin septembre ou début octobre selon les années. Cette phase est suivie d'une « phase de levée de dormance » qui peut durer jusqu'en février ou mars, au moment où le temps nécessaire au débourrement est le même que celui observé avant l'entrée en dormance. L'auteur en conclut que, sous le climat de Montpellier, la levée de dormance des bourgeons est suffisante pour ne pas influer sur l'époque de débourrement. Sous un climat très différent, celui de l'Australie, Antcliff et May (1961), ont défini les conditions d'apparition et de disparition de la dormance de la *Sultanine*. Ces auteurs ont mis en évidence que l'intensité de la dormance est maximum au début de l'automne et qu'elle diminue ensuite progressivement pendant l'automne et l'hiver. Ils rapportent que certains dégâts, consistant en une réduction du nombre des bourgeons débourrés et en un rabougrissement des pousses, peuvent survenir sur la *Sultanine*. Mais, d'après les mêmes auteurs, ces dégâts ne seraient pas dus à une insuffisance de froid car la *Sultanine* n'a aucune exigence thermique pour la levée de dormance.

Des données sur la dormance de la Vigne nous sont également fournies par Kondo (1955), qui a fait des observations sur les vignobles de l'Uzbekistan et du Sud du Kazakhstan. Une étude détaillée du cycle végétatif a conduit cet auteur à distinguer 3 phases de dormance : une phase de dormance « conditionnelle », qui correspond à la période d'inhibition corrélative, une phase de dormance « organique » pendant laquelle le froid est efficace, et une phase de dormance « forcée » qui répond à la définition que nous avons donnée de la période de repos forcé.

Les variations des propriétés physiologiques des bourgeons pendant la période de dormance n'ont pas été étudiées chez la Vigne. Toutefois, en 1954, Spiegel a signalé la présence d'un inhibiteur de croissance dans les bourgeons de certaines variétés hybrides (1 202 C : *Vitis vinifera* × *Vitis rupestris*, et 41 B : *Vitis vinifera* × *Vitis Berlandieri*). Ces inhibiteurs ont une activité maximum vers la fin de décembre et nulle environ deux semaines avant le débourrement. Le traitement des bourgeons par le froid les fait disparaître. La teneur en inhibiteurs est d'autant plus élevée que les exigences en froid pour la levée de dormance sont plus importantes. C'est ainsi que le 1 202 C qui est moins exigeant que le 41 B a une teneur en inhibiteurs beaucoup plus faible que ce dernier. La disparition totale des inhibiteurs est par suite réalisée beaucoup plus tôt pour le 1 202 C que pour le 41 B. Cette activité inhibitrice des extraits de bourgeons de Vigne dormants est à rapprocher de celle mise en évidence sur les végétaux ligneux.

B. — Action des agents physiques sur la levée de dormance

L'action des agents physiques et plus particulièrement du froid a été depuis longtemps reconnue efficace sur la levée de dormance de la Vigne. Chandler et Brown (1951) ont noté en Californie que des vignes soumises à un ombrage, c'est-à-dire à une température plus basse, pendant l'hiver, présentaient au printemps un débourrement plus précoce et plus homogène. Magoon et Dix (1943) ont remarqué que les exigences en basses températures étaient variables selon les variétés et conclu que la durée minimum d'exposition était de 200 heures à 7°3 C. Fennell (1948) a étudié la dormance de la Vigne sous un climat tropical. Il a constaté que les variétés du Nord des Etats-Unis et des zones tempérées ont un débourrement irrégulier et une croissance faible si leurs besoins en froid ne sont pas satisfaits. Ces mêmes variétés présentent en climat tropical une végétation presque continue, coupée par des arrêts de croissance très courts. Par contre les variétés des espèces tropicales (*Vitis tiliaefolia* Humb. et Bonpl., *Vitis gigas* Fen.) ont des exigences en froid très faibles ou même nulles et présentent une végétation continue pendant toute l'année. Branas Bernon et Levadoux (1946) ont établi pour le cépage *Aramon* une relation inverse entre la somme des températures moyennes quotidiennes vraies nécessaire pour provoquer le débourrement et la somme des températures minima inférieures à 0°C pendant la période du repos hivernal. Huglin (1958) a établi lui aussi que la somme des températures nécessaires pour le débourrement est d'autant plus faible que les plantes ont été exposées au froid (température $< 7°$ C) plus longtemps. Nigond (1957) a apporté un élément nouveau en montrant que les températures de $+ 1$ à $+ 8°$ C sont deux fois plus efficaces pour lever la dormance que la température de 0°C.

Si les travaux concernant l'action des basses températures sur la dormance des bourgeons de la Vigne sont assez nombreux, il n'en existe qu'un seul à notre connaissance qui se rapporte à l'action des températures élevées. C'est celui de Weaver, Mc Cune et Coombe (1961) qui ont obtenu un débourrement accéléré après une immersion de 24 heures dans l'eau à 30° C. Par contre un autre facteur physique a été reconnu efficace pour supprimer la dormance de la Vigne : la dessiccation. Branas, Bernon et Levadoux (1946) font état d'observations qui les conduisent à penser que la dessiccation joue un rôle important. Ils attribuent notamment le fait que les bourgeons terminaux des extrémités des branches à fruit débourrent les premiers

à un état de dessiccation plus marqué qui résulte de la position de ces bourgeons à proximité des plaies de taille. Pour ces auteurs, le débourrement précoce des sarments de petit diamètre et des souches faibles est également dû à une dessiccation plus intense dans le cas d'organes à faible volume et à grande surface d'évaporation. Enfin, les mêmes auteurs obtiennent en vue du forçage en serre une levée artificielle de dormance en immergeant les plantes ou les sarments seuls dans des solutions salines (nitrate de soude, nitrate de potasse, chlorure de sodium) suffisamment concentrées pour assurer une déshydratation des tissus. La dessiccation semble être, dans certaines régions à la base de pratiques culturales destinées à lever la dormance. Ainsi Rivals (1957) rapporte que, dans certaines régions de l'Inde, les indigènes mettent à nu la base du tronc et les grosses racines des ceps de Vigne en enlevant la terre pendant la saison sèche. Ils recouvrent ensuite les racines et la végétation repart dès le début de la saison humide. Ainsi, à défaut d'une expérimentation précise, le rôle de la dessiccation sur la levée de dormance semble établi par cet ensemble d'observations.

C. — Action des agents chimiques sur la levée de dormance

Certains des agents chimiques utilisés pour les végétaux ligneux ont été essayés sur la Vigne. En 1955, Fallot a signalé pour la première fois l'efficacité de la Rindite (mélange de 7 parties de monochlorhydrine du glycol, 3 parties de dichlorure d'éthylène et de 1 partie de tétrachlorure de carbone) sur la suppression de la dormance de la Vigne. Huglin (1958) a réussi à faire débourrer des bourgeons dormants après les avoir traités par la monochlorhydrine du glycol. Des résultats analogues ont été obtenus par Alleweldt (1960), Weaver, Mc Cune et Coombe (1961), Antcliff et May (1961). Le rôle efficace de la thiourée a été constaté également par Weaver, Mc Cune et Coombe (1961).

Les auxines ont aussi été essayées. Huglin (1958) n'a enregistré aucune action de l'acide indolacétique, de l'acide indolbutyrique et de l'acide naphtalène acétique sur la prolongation de la dormance. Il n'en est pas de même de Nigond (1960) qui, par des pulvérisations d'acide naphtalène acétique, à 1 %, sur des plantes dormantes dans le courant de janvier ou de février, a obtenu un retard du débourrement de 16 à 27 jours. Weaver, Mc Cune et Coombe (1961), en immergeant des bourgeons dans une solution d'acide naphtalène acétique, ont réussi à retarder le débourrement et à diminuer le pourcentage de bourgeons débourrés. Le même résultat a été signalé par Antcliff et May (1961) qui ont opéré avec l'acide indolacétique sur *Sultanine*. Par contre Alleweldt (1960) n'a remarqué aucune action de cette substance.

L'acide gibbérellique ne pouvait pas ne pas être essayé sur la Vigne. Weaver en 1959 a enregistré, après une pulvérisation de solutions d'acide gibbérellique sur feuilles en septembre, un retard du débourrement au printemps suivant. Rives et Pouget en 1959, ont observé des effets du même ordre, mais après une pulvérisation d'acide gibbérellique à 100 mg/l, au moment de la croissance active des pousses au printemps. Alleweldt (1961), Antcliff et May (1961) ont rapporté également des résultats analogues sur des variétés différentes et sous des climats dissemblables. Des réactions plus ou moins sensibles selon les variétés ont été signalées par Weaver, Mc Cune et Coombe (1961). Il semble donc que la Vigne ait, vis-à-vis de l'acide gibbérellique, un comportement opposé à celui d'espèces ligneuses comme le Pêcher. De

nombreux auteurs ont songé à utiliser cette propriété particulière de l'acide gibbérellique pour obtenir un débourrement retardé dans des conditions climatiques où les gelées de printemps sont à redouter. Pour l'instant les difficultés de mise au point d'un procédé d'application retardent la mise en œuvre de cette technique.

Dans le même ordre d'idée, HUGLIN (1958) a pensé que l'hydrazide maléique pourrait être utilisée pour retarder le débourrement dans les conditions naturelles. Tous ses essais sont restés négatifs, la toxicité de cette substance ne permettant pas un contrôle efficace de son action sur les bourgeons.

D. — HYPOTHÈSES ÉMISES SUR LES CAUSES DE LA DORMANCE

Pour la Vigne, aucun auteur n'a formulé d'hypothèse particulière sur les causes de la dormance. Toutefois il est utile de rapporter ici les travaux de ALLEWELDT (1959, 1960) concernant l'influence de la photopériode sur le cycle végétatif de la Vigne. Cet auteur a obtenu un arrêt de croissance et l'induction d'une dormance par des expositions en jours courts. Mais cette dormance n'est qu'apparente puisque les mêmes plantes, remises dans des conditions de jours longs, sont le siège d'une nouvelle croissance. Pour ALLEWELDT, il y aurait formation pendant la photopériode courte d'une substance inhibitrice responsable de l'arrêt de croissance. Cette substance serait synthétisée dans les feuilles et migrerait ensuite vers les bourgeons et les méristèmes. Faut-il voir là la cause de l'arrêt de croissance et de l'entrée en dormance ? Le problème est certes fort complexe en lui-même et se complique encore davantage si l'on sait, toujours d'après ALLEWELDT, que les espèces et les variétés ont un comportement différent vis-à-vis de la photopériode.

Le problème de la dormance de la Vigne, malgré tous les travaux qui lui ont été consacrés, reste encore, comme celui des plantes ligneuses en général, très obscur sur de nombreux points dont les moins importants ne sont pas les causes de l'entrée en dormance et le mécanisme de sa disparition.

III. — Modifications morphologiques du phloème pendant la dormance.

L'étude de la dormance des bourgeons ne peut pas être séparée de celle des tissus de l'organe végétatif sur lesquels ils ont pris naissance et notamment du phloème dont le rôle est essentiel au moment de l'arrêt et de la reprise de la végétation. Si le phloème a fait l'objet d'études très nombreuses dans le détail desquelles nous n'avons pas l'intention d'entrer, il est un point de son anatomie qui n'a suscité jusqu'à présent que fort peu de travaux. Il s'agit de la structure des dépôts de callose sur les tubes criblés. Les tubes criblés de la Vigne ont été étudiés en détail à la fin du siècle dernier par de nombreux chercheurs et notamment par LECOMTE (1888). On a constaté que durant la période de dormance les tubes criblés subissaient des modifications morphologiques importantes consistant en une oblitération totale des cribles par une substance différente de la cellulose et de la lignine. L'existence de cette substance fut découverte par MANGIN en 1890. Il lui donna le nom de callose par analogie avec le cal recouvrant les pores des cribles du liber. Ce n'est qu'en 1910 que le même auteur réussit à montrer que la callose donne du glucose à la suite d'une hydrolyse acide.

Cette substance se différencie très facilement de la cellulose par de nombreuses

propriétés, notamment l'insolubilité dans le réactif de SCHWEITZER et la coloration spécifique par le bleu d'aniline. Les tubes criblés ne sont d'ailleurs pas les seuls tissus qui présentent de la callose, et MANGIN (1892, 1910) énumère de nombreux organes et tissus de végétaux supérieurs ou de champignons chez lesquels il a découvert cette substance (tubes polliniques, mycélium).

La présence de cals dans les pores des tubes criblés de la Vigne avait déjà attiré l'attention de LECOMTE ; c'est lui qui en 1889 donna le nom de « cal définitif » aux masses de substance qui oblitèrent les plages criblées du liber ancien après la cessation complète de son activité.

ESAÜ en 1948 a consacré une étude approfondie à la morphologie et à la physiologie du phloème de la Vigne et particulièrement aux tubes criblés et à la callose. Ses observations sont du plus haut intérêt et apportent des notions nouvelles sur la réactivation du phloème et du cambium au moment du débourrement. ESAÜ a montré notamment que la callose apparaît dans les tubes criblés après la chute des feuilles et disparaît progressivement pendant la réactivation du phloème qui précède le débourrement. Ce n'est que plusieurs jours après le débourrement des bourgeons que toute trace de callose a complètement disparu des tubes criblés. ESAÜ a également décrit le phénomène de la réactivation du phloème et du cambium en relation avec le débourrement. Elle a mis en évidence, en particulier, la présence de canalicules (*Connecting-strands*) dans les masses de callose au moment de la réactivation du phloème. Ces canalicules s'agrandissent au contact des « mucilages » (*slime*) du cytoplasme des tubes criblés, la callose « fondant » ainsi progressivement jusqu'à sa disparition totale.

Une étude complète sur les propriétés, la structure, et la synthèse de la callose dans l'ensemble du règne végétal a été faite en 1956 par ESCHRICH. Peu de renseignements sont fournis sur les dépôts de callose chez la Vigne dans cette étude détaillée. MULLER-STOLL et LERCH (1957), TUPY (1959), dans leurs travaux sur la callose des tubes criblés et des tubes polliniques, apportent pour leur part peu d'éléments nouveaux.

La nature glucidique de la callose a été démontrée par MANGIN (1890). Il a fallu attendre 1954, pour avoir grâce aux travaux d'ESCHRICH, la confirmation que la callose est un polysaccharide donnant par hydrolyse du *d*-glucose. Ce n'est qu'en 1957 qu'ASPINALL et KESSLER ont défini avec précision la callose de la Vigne comme un polysaccharide constitué de chaînes de 1,3-*d*-glucopyranose β. La même année, FREY-WYSSLING, EPPRECHT et KESSLER ont décrit les propriétés physiques (densité, indice de réfraction) de la callose de la Vigne.

D'autres travaux ont été consacrés à la callose et plus particulièrement à sa formation. Dès 1886, FISHER a montré que les tissus, tués en place par trempage dans l'eau à ébullition, présentent seulement des traces de callose, alors que l'immersion dans un fixateur chimique classique n'entrave pas la formation d'un dépôt de callose abondant. ZIMMERMANN signale le même phénomène en 1960. ESCHRICH (1956) insiste de son côté sur la rapidité de formation de la callose dans les tissus à la suite d'une blessure. Cette notion est reprise par CURRIER (1957) qui observe que la callose apparaît dans les quelques secondes qui suivent la coupe des tissus. Il donne d'ailleurs à ce type de callose le nom de *wound callose* ou « callose de blessure », pour marquer qu'elle se forme très rapidement à la suite d'une blessure et dans le voisinage immédiat de la partie lésée.

L'examen au microscope électronique a permis, ces dernières années, de faire progresser la connaissance de la structure des tubes criblés et des dépôts de callose. HEPTON et PRESTON (1960) se sont préoccupés essentiellement de la structure du phloème de *Cucurbita* et *Vitis vinifera* L. Ils ont déterminé le diamètre des canalicules (0,1 μ) dans la masse de callose au moment de la réactivation du phloème et montré que les aires criblées secondaires de la Vigne présentaient une structure analogue à celle des Gymnospermes. La présence d'une membrane obstruant les pores des tubes criblés au niveau de la lamelle mitoyenne a été soutenue par VOLZ (1952) et contestée par HEPTON et PRESTON.

Tous ces travaux laissent néanmoins certains points dans l'obscurité. Si l'on sait, grâce à ESAÜ, comment la callose disparaît dans les tubes criblés au moment de la réactivation du phloème, on ignore encore dans quelles conditions et à quel moment précis elle se forme. La formation de cette substance dans le tissu libérien au moment de la dormance hivernale et sa disparition au moment du débourrement peuvent laisser croire à une corrélation étroite entre la présence de la callose et l'état de dormance des bourgeons.

IV. — Relations entre l'activité cambiale et la dormance des bourgeons.

L'activité du cambium de la Vigne pendant la dormance des bourgeons, c'est-à-dire pendant la période d'arrêt de la végétation, paraît être variable avec les espèces de *Vitis*. MOREL, le premier, en 1948, a remarqué chez *Vitis vinifera* L. et des espèces américaines (*Vitis riparia* Michx, *Vitis rupestris* Scheele, *Vitis cordifolia* Michx, etc...) que toute prolifération *in vitro* cesse dès que survient la chute des feuilles et que cette incapacité subsiste durant tout l'hiver. Il suppose l'existence d'une substance inhibitrice formée dans la plante et qui empêche la prolifération même en présence d'hétéroauxine. FALLOT (1954, 1955, 1958, 1959, 1960) a remarqué que certaines variétés de *Vitis vinifera* L. étaient aptes à proliférer pendant la dormance des bourgeons alors que *Vitis rupestris* Scheele, variété *du Lot*, ne possédait pas cette aptitude. Sur d'autres espèces, JACQUIOT (1951), GAUTHERET (1959) et BUIS (1959) ont montré que l'activité cambiale se maintenait sur des fragments de tiges prélevés pendant la dormance et cultivés *in vitro*. GOUWENTAK (1941) soutient un point de vue opposé et prétend que le cambium, comme les bourgeons, entre en dormance pendant l'hiver et devient ainsi incapable de proliférer. Cet auteur a montré que l'auxine seule ne suffisait pas à rendre au cambium dormant son aptitude à la multiplication cellulaire. Il faut au préalable que la dormance du cambium ait été levée, par l'éthylène chlorhydrine par exemple. Une opinion peu différente est soutenue par KRASNOSSELSKAYA et RICHTER (1942) qui ont réussi à induire l'activité du cambium sur des arbres dormants (*Populus*, *Tilia* et *Fraxinus*), en insérant sous l'écorce des troncs soit un bourgeon non dormant, soit une pulpe aqueuse de bourgeons en train de débourrer.

Il paraît donc exister des différences variétales et spécifiques dans le comportement du cambium cultivé *in vitro* pendant la dormance. Les relations entre l'activité cambiale et l'état physiologique des bourgeons latents n'ont pas été établies d'une manière systématique. De même, les variations éventuelles dans l'intensité de la prolifération et l'aptitude à la rhizogenèse n'ont pas été suivies tout au long d'un cycle végétatif.

* * *

La mise au point que nous venons de faire sur la dormance des végétaux ligneux et de la Vigne suffit à montrer que les travaux consacrés à cette question sont nombreux et variés. Toutefois, il ressort de l'ensemble de cet exposé que les résultats obtenus, s'ils sont parfois du plus haut intérêt, sont toujours fragmentaires et souvent contradictoires. Il n'était évidemment pas dans notre intention d'aborder l'étude de tous les problèmes que nous venons d'exposer mais plutôt d'utiliser les connaissances déjà acquises pour approfondir ce phénomène physiologique complexe que constitue le repos végétatif de la Vigne et plus particulièrement la dormance des bourgeons latents.

La première partie de ce mémoire, consacrée à l'étude analytique et descriptive du cycle végétatif des bourgeons latents, est destinée à définir et à caractériser avec précision le repos végétatif dans le cadre du cycle végétatif annuel.

Dans la deuxième partie sera abordée l'étude de l'action des agents physiques et chimiques sur la dormance des bourgeons latents. L'évolution de cette action en fonction de l'état physiologique des bourgeons sera envisagée et servira à établir des lois générales d'action pour ces différents agents et plus particulièrement pour la température.

Dans la troisième partie, après avoir étudié les variations des échanges respiratoires des bourgeons et des boutures à un bourgeon, nous envisagerons l'action des agents physiques et chimiques sur le métabolisme respiratoire des tissus. Cette étude nous permettra d'émettre une hypothèse générale sur le mécanisme de l'action des agents qui suppriment la dormance.

Enfin, c'est dans la quatrième partie que nous aborderons l'étude des modifications morphologiques du phloème et des variations de l'activité cambiale pendant le cycle végétatif. Les rapports entre les bourgeons latents d'une part, le phloème et le cambium d'autre part, seront mis en évidence à cette occasion.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE ANALYTIQUE ET DESCRIPTIVE DU CYCLE VÉGÉTATIF DES BOURGEONS LATENTS

Introduction

Avant d'entreprendre l'étude analytique du cycle végétatif des bourgeons latents de la Vigne, il importe de situer et de définir avec précision la position et la morphologie de ces organes.

Chez la Vigne cultivée, les rameaux de l'année (sarments) portent à l'aisselle des feuilles deux types de bourgeons morphologiquement et physiologiquement différents : le prompt-bourgeon et le bourgeon-latent.

1) *Le prompt-bourgeon*, qui est le moins volumineux des deux, possède la faculté de se développer et de donner naissance à un rameau anticipé ou entre-cœur dès sa formation sur le sarment. Le développement du prompt-bourgeon qui paraît lié à la vigueur de la plante, se produit notamment quand le bourgeon terminal est supprimé accidentellement (pincement, rognage, etc...).

2) *Le bourgeon-latent*, dont le volume est légèrement supérieur à celui du prompt-bourgeon, n'est le siège d'aucun développement au cours de l'année de sa formation. Il entre en dormance et ne donnera naissance à un rameau qu'au début du cycle végétatif suivant. La structure interne de ce bourgeon latent est plus complexe que celle du prompt-bourgeon. Des écailles brunes et épaisses, séparées par une abondante villosité, protègent la masse interne du bourgeon. Cette masse est constituée, au centre, d'un cône végétatif (apex) entouré des ébauches de feuilles et, éventuellement, des inflorescences primordiales. Ce bourgeon principal est accompagné latéralement d'un bourgeon secondaire, moins globuleux, mais de structure identique. Souvent, il existe un bourgeon ternaire, de structure plus primitive, situé à l'opposé du bourgeon secondaire par rapport au primaire. Généralement, seul le bourgeon primaire donne naissance à un rameau. Le rôle du bourgeon secondaire est de remplacer le primaire quand ce dernier est défaillant, notamment à la suite d'un accident ou d'une gelée de printemps.

En somme, bien que la structure du bourgeon latent soit complexe, c'est le bourgeon primaire qui constitue la partie essentielle et c'est sur les variations de son état physiologique depuis sa formation jusqu'à son entrée en végétation, c'est-à-dire durant tout un cycle végétatif, qu'ont porté nos études.

L'exposé de ces recherches comprendra en premier lieu la description de la méthode expérimentale suivie. Puis, dans un premier chapitre, nous aborderons l'étude proprement dite du cycle végétatif des bourgeons latents isolés. Enfin nous consacrerons le deuxième chapitre à l'étude des corrélations entre bourgeons latents.

Méthode expérimentale

Pour étudier le cycle végétatif des bourgeons latents de la Vigne, il est possible, soit de s'adresser à la plante entière et dans ce cas d'observer les bourgeons *in situ*, soit d'isoler les bourgeons de la plante-mère et de les considérer alors comme des unités indépendantes. La première façon d'opérer présente l'avantage, d'une part de respecter les relations de corrélation préexistant sur la plante au niveau des bourgeons, et d'autre part de ne pas détruire l'équilibre physiologique complexe constitué par la plante entière. Mais cette méthode, pour séduisante qu'elle soit, offre un champ d'investigation forcément limité à cause de son manque de souplesse et des difficultés, voire des impossibilités, auxquelles se heurtent l'expérimentation et l'application de certains traitements notamment. Pour toutes ces raisons, nous avons préféré la deuxième méthode qui permet de réaliser des expériences plus variées et plus précises et par suite de faire une analyse systématique du phénomène de dormance chez les bourgeons latents.

L'expérimentation portant sur des bourgeons isolés a donc été adoptée, mais sans toutefois perdre de vue un seul instant la plante entière, origine des corrélations entre bourgeons. C'est dans cette optique que nous avons adopté la méthode expérimentale qui va être décrite maintenant.

1. — Prélèvement et préparation des bourgeons

Nos recherches ont porté sur un matériel végétal homogène, constitué d'une seule variété de *Vitis vinifera* : le *Merlot*, cépage rouge de la région bordelaise. Le vignoble sur lequel ont été faits tous les prélèvements depuis 1957 est âgé de 20 ans et la vigueur des ceps est dans l'ensemble bonne et homogène.

Les prélèvements ont été effectués toutes les deux semaines depuis le début du mois de juin ou d'août jusqu'à une date coïncidant avec le débourrement des bourgeons dans les conditions naturelles, au printemps suivant. A chaque prélèvement, dix sarments de l'année portant des grappes sont récoltés. Après l'effeuillage et la suppression des prompts-bourgeons développés les sarments sont fractionnés en boutures à un bourgeon (8 à 17 par sarment). Chaque bouture comprend un demi-centimètre de mérithalle au-dessus du bourgeon et 3 centimètres au-dessous, ce qui donne une longueur totale de 3 à 4 cm (fig 1). Les boutures ainsi réalisées sont groupées par sarment et numérotées suivant leur position à partir de la base. Les 10 sarments récoltés sont répartis en deux lots de 5, l'un servant de témoin, l'autre subissant un traitement par la Rindite. Chaque lot renferme donc de 40 à 85 boutures à un bourgeon.

Nous avons ainsi opéré au cours des cycles végétatifs 1957-1958, 1958-1959, 1959-1960. A la vue des résultats enregistrés pendant ces 3 années et sur lesquels nous reviendrons plus loin, nous avons modifié légèrement le mode de prélèvement au cours des cycles 1960-1961 et 1961-1962. Après élimination des bourgeons d'un

rang supérieur à 10, généralement caractérisés par un mauvais aoûtement au moment des prélèvements précoces, les boutures à un bourgeon, d'un rang inférieur à 10, ont été conservées et mises en mélange. Chaque lot était alors constitué par 50 boutures prélevées au hasard, indépendamment du rang sur le sarment.

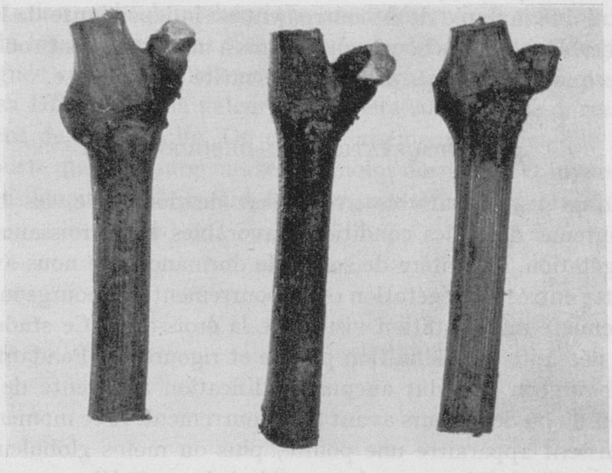


FIG. 1. — Boutures à un bourgeon. *A droite* : bouture non débourrée. *A gauche et au centre* : boutures au stade du débourrement. On perçoit très nettement entre les écailles entr'ouvertes une pointe globuleuse recouverte d'une villosité fauve ou bourre.

2. — Traitement par la rindite

La Rindite est un mélange de 7 parties de monochlorhydrine du glycol, 3 parties de dichlorure d'éthylène, 1 partie de tétrachlorure de carbone. Ce produit, utilisé pour lever la dormance des tubercules de Pomme de terre (Barbier, 1954), s'est également révélé efficace pour la Vigne (Fallot, 1955). Nous l'avons employé dès 1957 et, après une expérimentation préalable, le mode de traitement suivant a finalement été adopté. A chaque prélèvement, un lot de boutures à un bourgeon, récolté et préparé dans les conditions définies au paragraphe précédent, est enfermé dans un récipient de 2 litres clos hermétiquement, et renfermant une dose de Rindite de 0,2 ml par litre. La Rindite est versée sur un tampon d'ouate pour faciliter son évaporation dans l'enceinte. Le lot Témoin est enfermé dans un récipient identique mais ne contenant pas de Rindite. Après un séjour de 48 heures à une température comprise entre 20 et 22° C, les boutures sont sorties et aérées pendant 2 heures par exposition à l'air libre. Cette aération a pour but de favoriser l'élimination des vapeurs de Rindite qui subsistent encore à l'intérieur des tissus. Il est important que la température reste supérieure à 20° C au cours du traitement pour permettre une bonne volatilisation du produit.

3. — Plantation et conditions de culture

Les boutures à un bourgeon, après la sortie des récipients de traitement, sont immédiatement plantées dans du sable humide et placées dans un local climatisé dont

la température oscille entre 19 et 21° C (moyenne 20° C). L'état hygrométrique de l'enceinte varie entre 80 et 95 %. Des arrosages sont faits tous les 2 jours. Ces conditions sont donc très favorables à la croissance des bourgeons.

L'éclairement du local est normalement le même que dans les conditions extérieures. Aucun éclairage d'appoint n'a été apporté car des expériences préliminaires nous ont montré que la durée de débourrement est indépendante de la durée d'éclairement journalier. En effet des bourgeons soumis à un éclairement continu débourrent en même temps que ceux plongés dans une obscurité permanente.

4. — Observation du débourrement

Au bout d'un temps variable avec l'état de dormance, les bourgeons ainsi plantés et maintenus dans des conditions favorables à la croissance, commencent à entrer en végétation. Le critère de sortie de dormance que nous avons retenu est précisément cette entrée en végétation ou débourrement des bourgeons. Le débourrement est la première manifestation visible de la croissance. Ce stade important du cycle végétatif nécessite une définition précise et rigoureuse. Pendant la période qui le précède, le bourgeon ne subit aucune modification apparente de volume ou de forme, si ce n'est un ou deux jours avant le débourrement. A ce moment-là les écailles s'écartent et laissent apparaître une pointe, plus ou moins globuleuse et saillante, recouverte d'une villosité fauve ou bourre (d'où le mot débourrement) (fig. 1). Ce stade précis est celui que nous avons retenu pour caractériser l'entrée en végétation d'un bourgeon. Il apparaît assez rapidement et, à la température de 20° C, il est perceptible pendant une période assez courte, pouvant varier de 1 à 3 jours. C'est la raison pour laquelle nous avons jugé indispensable de faire des notations de débourrement tous les 2 jours. L'erreur maximum commise sur la date de débourrement est ainsi toujours inférieure à 1 jour, soit 5 % si l'on considère que la durée moyenne de débourrement de bourgeons non dormants est de l'ordre de 20 jours à 20° C.

La définition du stade de débourrement que nous avons adoptée n'est pas en accord avec celle retenue par Baggiolini (1952) et Huglin (1958). Baggiolini considère en effet comme stade de débourrement le stade « pointe verte », caractérisé par l'apparition des premiers organes verts de la jeune pousse. Ce stade, qui suit celui que nous avons défini plus haut, ne nous a pas paru suffisamment net et précis pour plusieurs raisons. Tout d'abord, l'apparition de la pointe verte suppose le percement et l'écartement de la villosité ou bourre enveloppant la jeune pousse. Or, chez certains cépages et en particulier chez celui qui nous intéresse, le *Merlot*, cette bourre est très épaisse et se laisse percer difficilement et irrégulièrement à tel point que le stade « pointe verte » est noté, pour des bourgeons ayant atteint simultanément le stade de débourrement précédemment défini, au bout d'un temps variant de 3 à 8 jours. Il est clair qu'un tel écart n'est pas compatible avec la précision que nous recherchons. D'autre part, nous avons remarqué que ce stade est très difficile à percevoir avec netteté et que des erreurs de plusieurs jours peuvent être commises dans sa détermination. Ajoutons enfin que certains bourgeons restent plusieurs jours enfermés dans leur bourre qui ne s'entr'ouvre que pour laisser apparaître la première feuille déjà bien développée. Toutes ces raisons, basées sur de très nombreuses observations, nous ont poussé à rejeter ce stade « pointe verte » et à lui préférer le stade que nous avons défini comme la première manifestation visible de la croissance du bourgeon. Un tel

stade en effet présente le double avantage d'être facile à percevoir et d'être commun à tous les cépages. Ces raisons nous ont paru suffisantes pour déterminer notre choix.

A partir des notations individuelles des dates de débourrement de chaque bourgeon, nous avons calculé la date théorique à laquelle 50 % de la totalité des bourgeons d'un lot avaient atteint le stade de débourrement. La durée en jours comprise entre la date de plantation et la date théorique ainsi déterminée représente la durée de débourrement du lot de bourgeons. Cette durée de débourrement de 50 % des bourgeons sera désignée conventionnellement par le sigle DD 50. Chaque lot sera ainsi caractérisé par sa DD 50 dont la valeur renseignera sur l'état de dormance des bourgeons au moment de leur récolte. On conçoit aisément en effet que la DD 50 sera d'autant plus courte que les bourgeons seront moins dormants, et inversement, qu'elle sera d'autant plus longue que leur état de dormance sera plus profond.

CHAPITRE PREMIER

ÉTUDE DU CYCLE VÉGÉTATIF DES BOURGEONS LATENTS ISOLÉS

L'étude du cycle végétatif des bourgeons latents isolés a été entreprise en 1957 et a porté sur les cycles suivants : 1957-1958, 1958-1959, 1959-1960, 1960-1961, 1961-1962. Chaque cycle commence au moment où les bourgeons latents se forment sur les sarments à l'aisselle des feuilles, pendant la croissance des sarments (avril à juillet), et se termine au moment du débourrement l'année suivante (mars-avril).

Les prélèvements réalisés au cours du cycle 1957-1958 n'intéressent qu'une partie du cycle végétatif et les résultats fragmentaires obtenus ne seront pas mentionnés au cours de cette étude. Seuls seront exposés les résultats relatifs aux 4 cycles suivants (1958-1959, 1959-1960, 1960-1961, 1961-1962).

Ce premier chapitre comprendra trois parties ;

I) Débourrement des bourgeons latents isolés n'ayant subi aucun traitement (Témoin).

II) Débourrement des bourgeons latents isolés ayant subi un traitement par la Rindite.

III) Détermination des phases du cycle végétatif des bourgeons latents.

I. — Débourrement des bourgeons latents isolés n'ayant subi aucun traitement (Témoin).

Nous allons analyser, au cours de 4 cycles végétatifs consécutifs, les variations des durées de débourrement (DD 50), les variations de l'écart-type des durées individuelles de débourrement et enfin les caractéristiques morphologiques et les anomalies du débourrement.

A. — Variations des durées de débourrement (DD 50)

Les durées de débourrement (DD 50) des bourgeons témoins sont reportées sur le tableau 1 pour le cycle 1958-1959, sur le tableau 2 pour le cycle 1959-1960, sur le tableau 3 pour le cycle 1960-1961, sur le tableau 4 pour le cycle 1961-1962.

Les variations de ces DD 50 en fonction du temps, c'est-à-dire des dates de prélèvement, sont représentées respectivement sur les figures 2 pour le cycle 1958-1959, 3 pour le cycle 1959-1960, 4 pour le cycle 1960-1961, et 5 pour le cycle 1961-1962.

TABLEAU 1

Durées de débourrement (DD 50) et écarts des DD 50 (en jours)
des lots Témoin et Rindite — Cycle 1958-1959

Date de prélèvement	Durée de débourrement (DD 50)		Ecarts des DD 50 (Témoin-Rindite)
	Témoin	Rindite	
9 juillet	28	25	
23 juillet	26	21	
6 août	40	—	
21 août	—	25	
3 septembre	206	17	+ 189
17 septembre	181	27	+ 154
4 octobre	140	27	+ 113
17 octobre	132	24	+ 108
31 octobre	113	26	+ 87
14 novembre	61	24	+ 37
28 novembre	42	24	+ 18
12 décembre	38	25	+ 13
26 décembre	28	21	+ 7
23 janvier	21	21	0
6 février	17	17	0
20 février	14	14	0
6 mars	9	14	— 5
20 mars	2	9	— 7

TABLEAU 2

Durées de débourrement (DD 50) et écarts des DD 50 (en jours)
des lots Témoin et Rindite — Cycle 1959-1960

Date de prélèvement	Durée de débourrement (DD 50)		Ecarts des DD 50 (Témoin-Rindite)
	Témoin	Rindite	
15 juin	11	26	—
1er juillet	9	25	—
15 juillet	12	23	
1er août	28	28	
17 août	213	29	+ 184
1er septembre	153	28	+ 125
15 septembre	113	25	+ 88
1er octobre	90	27	+ 63
15 octobre	88	20	+ 68
3 novembre	62	23	+ 39
16 novembre	38	20	+ 18
1er décembre	33	24	+ 9
15 décembre	30	24	+ 6
5 janvier	26	27	— 1
16 janvier	27	26	+ 1
2 février	27	26	+ 1
15 février	19	19	0
1er mars	12	20	— 8
15 mars	6	24	— 18

L'examen des tableaux et des figures correspondantes suggère les remarques suivantes :

1) Les lots prélevés pendant une période allant du début de juin jusqu'à une date située chaque année dans la première quinzaine du mois d'août ont une DD 50 faible (de 8 à 40 jours). Cette période constitue la première phase du cycle végétatif.

TABLEAU 3

Durées de débourrement (DD 50) et écarts des DD 50 (en jours)
des lots Témoin et Rindite — Cycle 1960-1961

Date de prélèvement	Durée de débourrement (DD 50)		Ecarts des DD 50 (Témoin-Rindite)
	Témoin	Rindite	
16 août	185	—	—
3 septembre	181	33	+ 148
14 septembre	—	34	—
3 octobre	107	24	+ 83
17 octobre	67	29	+ 38
2 novembre	35	20	+ 15
1er décembre	30	25	+ 5
14 décembre	25	22	+ 3
2 janvier	24	—	—
16 janvier	22	27	— 5
1er février	15	27	— 12
15 février	15	26	— 11
1er mars	11	20	— 9

TABLEAU 4

Durées de débourrement (DD 50) et écarts des DD 50 (en jours)
des lots Témoin et Rindite — Cycle 1961-1962

Date de prélèvement	Durée de débourrement (DD 50)		Ecarts des DD 50 (Témoin-Rindite)
	Témoin	Rindite	
1er juin	19	—	—
15 juin	18	—	—
3 juillet	14	—	—
17 juillet	21	—	—
1er août	31	—	—
16 août	218	26	+ 192
4 septembre	201	25	+ 176
18 septembre	170	27	+ 143
3 octobre	120	26	+ 94
16 octobre	110	26	+ 84
6 novembre	65	25	+ 40
16 novembre	43	25	+ 18
29 novembre	29	24	+ 5
13 décembre	25	24	+ 1
3 janvier	26	25	+ 1
15 janvier	20	24	— 4
3 février	16	25	— 9
14 février	15	26	— 11
1er mars	11	23	— 12
14 mars	12	23	— 11

2) Les lots prélevés dans le courant du mois d'août ont, au contraire, une DD 50 très élevée qui atteint une valeur de l'ordre de 200 jours. C'est le début de la deuxième phase du cycle.

3) Les DD 50 des lots suivants diminuent ensuite rapidement jusqu'à une date qui se situe entre la fin d'octobre et la fin de novembre.

4) Après cette date, variable avec les cycles végétatifs, la diminution des DD 50 devient plus lente et tend vers 0. Cette valeur 0 est atteinte lors du débourrement

des bourgeons sur les plantes dans les conditions extérieures. C'est la fin de la deuxième phase du cycle végétatif.

Ces observations permettent donc de mettre en évidence deux phases principales au cours de chaque cycle végétatif.

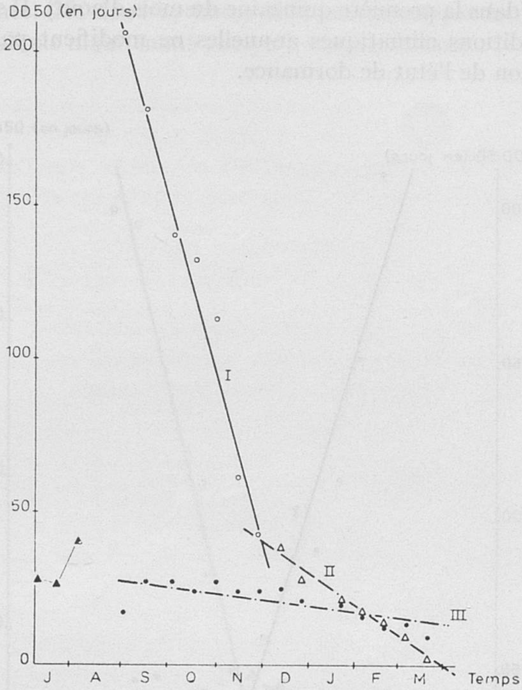


FIG. 2. — Variations des DD 50 en fonction du temps (cycle végétatif 1958-1959). I : droite de régression pour la première période de dormance (Témoin). II : droite de régression pour la deuxième période de dormance (Témoin). III : droite de régression (Rindite).

a) *Première phase du cycle végétatif*

Les bourgeons prélevés à partir du début de juin jusque dans le courant de la première quinzaine d'août sont capables de débourrer lorsqu'ils sont placés dans les conditions de croissance précédemment définies. Ainsi, dès leur formation sur le sarment, les bourgeons latents, qui, sur la plante n'entrent pas en végétation, sont susceptibles de se développer lorsqu'ils sont isolés de la plante-mère. Cette potentialité de débourrement existe donc dès que la formation du bourgeon latent sur le sarment est terminée et subsiste environ pendant deux mois. Pendant toute cette période, nous pouvons admettre que les bourgeons ne sont pas encore en état de dormance. Aussi appellerons-nous cette première phase, *phase de pré-dormance.*

b) *Deuxième phase du cycle végétatif*

A partir d'une date qui se situe entre le 6 et le 21 août en 1958, le 1er et le 17 août en 1959, le 1er et le 16 août en 1960, le 1er et le 16 août en 1961, les bourgeons

deviennent incapables d'entrer en végétation rapidement : la DD 50 passe d'une valeur de l'ordre de 20 à une valeur de l'ordre de 200 jours. Les bourgeons sont donc entrés en dormance. Cette apparition de l'état de dormance suggère les remarques suivantes :

1) L'entrée en dormance s'est produite en 1958, 1959, 1960 et 1961 sensiblement à la même époque (dans la première quinzaine du mois d'août). Il semble donc que les variations des conditions climatiques annuelles ne modifient pas de façon sensible l'époque d'apparition de l'état de dormance.

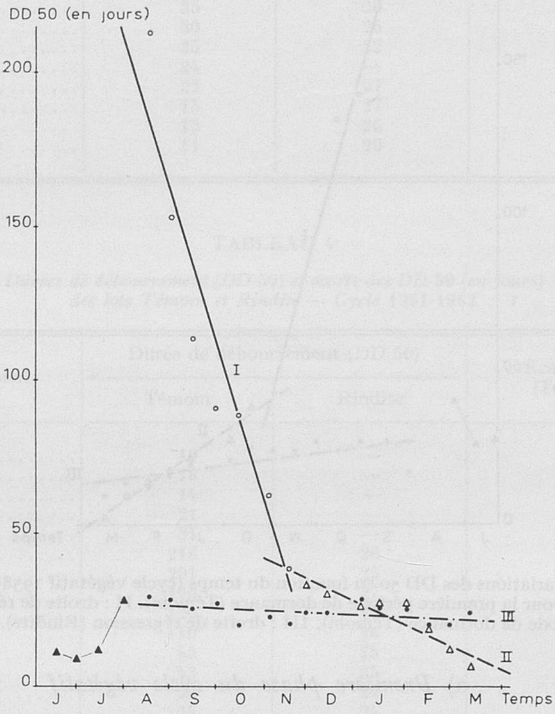


FIG. 3. — Variations des DD 50 en fonction du temps (cycle végétatif 1959-1960). I : droite de régression pour la première période de dormance (Témoin). II : droite de régression pour la deuxième période de dormance (Témoin). III : droite de régression (Rindite).

2) L'entrée en dormance se fait rapidement, sans transition importante. En l'espace de 10 à 15 jours la presque totalité des bourgeons latents d'un sarment passe d'un état physiologique propice à la croissance à un état défavorable qui est l'état de dormance proprement dit. Ce passage, qui se déroule en un temps relativement court, s'accompagne, comme nous le verrons plus loin, de modifications morphologiques externes du sarment.

3) L'intensité de la dormance est maximum dès son apparition, puisque la DD 50 atteint alors les valeurs les plus élevées. Il est intéressant de noter que la DD 50 passe brutalement de valeurs voisines de 20 à des valeurs de l'ordre de 200 jours.

Il n'y a donc pas de croissance lente et progressive des DD 50, ou tout au moins, si cette croissance existe, elle se produit durant un laps de temps relativement réduit, inférieur de toute manière à 15 jours.

L'examen plus approfondi des figures 2, 3, 4, et 5 permet de constater que cette deuxième phase est caractérisée par une décroissance rapide des DD 50 suivie d'une décroissance plus lente. Ces deux rythmes différents correspondent à deux périodes distinctes que nous allons maintenant analyser successivement.

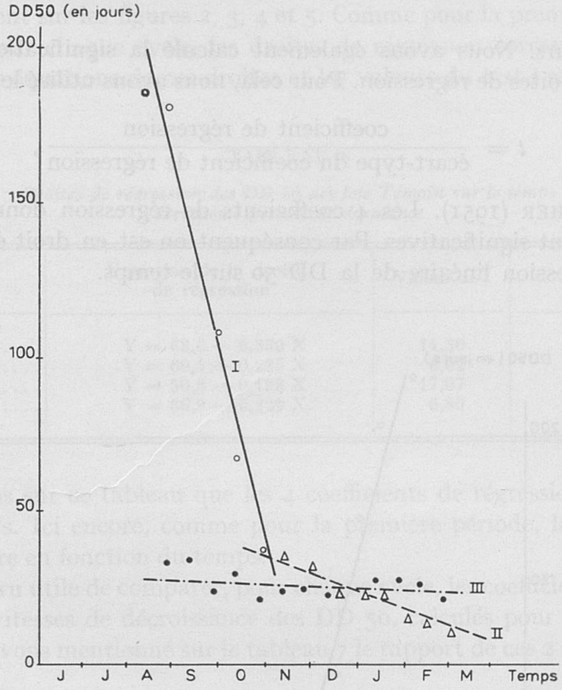


FIG. 4. — Variations des DD 50 en fonction du temps (cycle végétatif 1960-1961). I : droite de régression pour la première période de dormance (Témoin). II : droite de régression pour la deuxième période de dormance (Témoin). III : droite de régression (Rindite).

1) *Première période.*

Les DD 50 décroissent très rapidement au cours de cette période qui se termine vers le 21 novembre en 1958, le 10 novembre en 1959, le 25 octobre en 1960 et le 10 novembre en 1961. Sur les figures 2, 3, 4 et 5, les points correspondant à cette période semblent indiquer l'existence d'une droite de régression. Nous avons calculé pour chaque cycle végétatif cette droite de régression des DD 50 sur le temps et les résultats des calculs sont reportés sur le tableau 5.

Sur ce tableau figure, pour chaque cycle, l'équation de la droite de régression calculée en désignant par X le temps en jours (dates de prélèvement reportées en prenant pour origine la date du 1^er^ prélèvement de cette période) et par Y les DD 50

TABLEAU 5

Droites de régression des DD 50 des lots Témoin sur le temps
Première période de dormance

Cycle végétatif	Equation de la droite de régression	Valeur de t	Signification
1958-1959	Y = 207,5 — 1,894 X	14,6	S — P < 0,001
1959-1960	Y = 185,5 — 1,686 X	7,02	S — P < 0,001
1960-1961	Y = 200,5 — 2,063 X	5,81	S — 0,01 < P < 0,05
1961-1962	Y = 228,9 — 1,967 X	12,3	S — P < 0,001

exprimées en jours. Nous avons également calculé la signification statistique de chacune de ces droites de régression. Pour cela, nous avons utilisé le test t

$$t = \frac{\text{coefficient de régression}}{\text{écart-type du coefficient de régression}},$$

proposé par MATHER (1951). Les 4 coefficients de régression donnent des valeurs de t très nettement significatives. Par conséquent on est en droit d'admettre l'existence d'une régression linéaire de la DD 50 sur le temps.

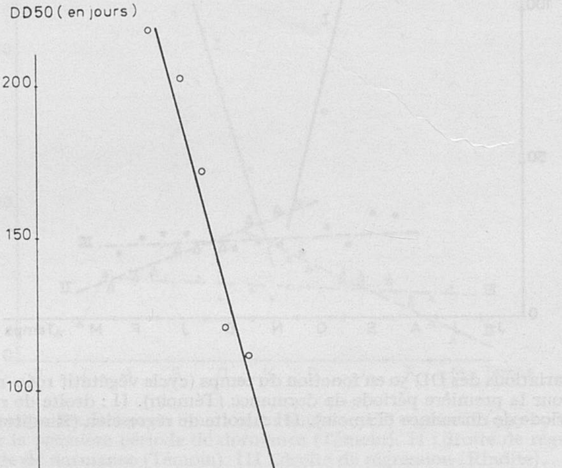


FIG. 5. — Variations des DD 50 en fonction du temps (cycle végétatif 1961-1962). I : droite de régression pour la première période de dormance (Témoin). II : droite de régression pour la deuxième période de dormance (Témoin). III : droite de régression (Rindite).

Remarquons que la relation linéaire que nous avons établie apparaît constante pendant les 4 cycles consécutifs envisagés. Sur le plan biologique une telle relation signifie que, pendant ces 4 années, la vitesse de décroissance des DD 50 a été proportionnelle au temps.

2) *Deuxième période.*

A partir du 21 novembre en 1958, du 10 novembre en 1959, du 25 octobre en 1960 et du 10 novembre en 1961, les DD 50 ne décroissent plus aussi rapidement. Il s'est produit à partir de ces dates un changement dans la vitesse de décroissance, qui apparaît nettement sur les figures 2, 3, 4 et 5. Comme pour la première période, nous avons calculé, pour chaque cycle, les droites de régression correspondantes et leur signification. Les équations de ces droites et les valeurs du test *t* sont données sur le tableau 6.

TABLEAU 6

Droites de régression des DD 50 des lots Témoin sur le temps
Deuxième période de dormance

Cycle végétatif	Equation de la droite de régression	Valeur de *t*	Signification
1958-1959	Y = 68,6 — 0,330 X	14,30	S — P < 0,001
1959-1960	Y = 60,4 — 0,235 X	6,02	S — P < 0,001
1960-1961	Y = 50,3 — 0,198 X	17,07	S — P < 0,001
1961-1962	Y = 56,9 — 0,229 X	6,80	S — P < 0,001

Nous voyons sur ce tableau que les 4 coefficients de régression sont très largement significatifs. Ici encore, comme pour la première période, la décroissance des DD 50 est linéaire en fonction du temps.

Il nous a paru utile de comparer, pour chaque cycle, les coefficients de régression, c'est-à-dire les vitesses de décroissance des DD 50, calculés pour les deux périodes. Pour cela nous avons mentionné sur le tableau 7 le rapport de ces 2 coefficients.

TABLEAU 7

Valeurs du rapport $\frac{\textit{coefficient de régression } 1^{re} \textit{ Période}}{\textit{coefficient de régression } 2^{e} \textit{ Période}}$

Cycle végétatif	Coefficient de régression		Coef. régression 1^re^ Période / Coef. régression 2^e^ Période
	1^re^ Période	2^e^ Période	
1958-1959	1,894	0,330	5,7
1959-1960	1,686	0,235	7,2
1960-1961	2,063	0,198	10,4
1961-1962	1,967	0,229	8,6

Ces rapports, quoiqu'assez différents d'un cycle à l'autre, sont toujours supérieurs à 5, et font ressortir très nettement la variation importante qui existe entre les vitesses de décroissance des DD 50 de la première et de la deuxième période. Le

passage d'une période à l'autre est donc marqué par un brusque changement de l'intensité de la vitesse de diminution des DD 50. Ce phénomène est remarquable par sa constance et sa régularité pendant les 4 cycles étudiés.

Il est important de déterminer avec précision la date où s'opère chaque année un tel changement qui correspond vraisemblablement à une modification notable de l'état physiologique des bourgeons. Nous avons remarqué que cette date se situe toujours entre 2 prélèvements successifs espacés de 2 semaines environ. En adoptant la date moyenne entre ces 2 dates extrêmes comme la limite entre les 2 périodes considérées, nous ne commettons pas une erreur supérieure à 6-7 jours. Cette méthode de détermination nous donne donc pour chaque cycle la date qui sépare les 2 périodes.

Cycle 1958-1959	21 novembre
Cycle 1959-1960	10 novembre
Cycle 1960-1961	25 octobre
Cycle 1961-1962	10 novembre

Des écarts pouvant atteindre 30 jours sont donc possibles d'une année à l'autre. Nous analyserons ultérieurement les relations entre les conditions thermiques annuelles et la position dans le temps de la limite entre les 2 périodes. Nous verrons également que cette date limite constitue une étape importante du cycle végétatif annuel.

B. — Variations de l'écart-type des durées individuelles de débourrement

Les bourgeons d'un même lot, correspondant à une date de prélèvement, ont des durées individuelles de débourrement variables. Ces durées peuvent être groupées, si peu de jours sont nécessaires au débourrement de l'ensemble du lot, ou au contraire très dispersées, si le débourrement est échelonné sur une période de un ou plusieurs mois. L'écart-type de la distribution des durées individuelles de débourrement des bourgeons d'un lot traduit fidèlement la variation caractéristique de ce lot. Pour chaque prélèvement nous avons donc calculé l'écart-type des durées individuelles de débourrement (tableaux 8 et 9) dont nous avons représenté graphiquement les variations en fonction du temps (figures 6, 7, 8 et 9, établies respectivement pour les cycles 1958-1959, 1959-1960, 1960-1961, 1961-1962).

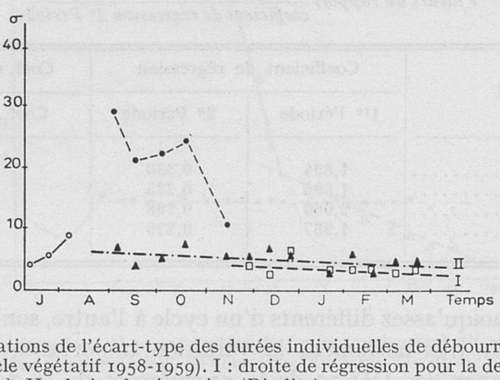


FIG. 6. — Variations de l'écart-type des durées individuelles de débourrement (σ) en fonction du temps (cycle végétatif 1958-1959). I : droite de régression pour la deuxième période de dormance (Témoin). II : droite de régression (Rindite).

L'examen de ces figures conduit aux remarques suivantes :

1) Pendant la phase de pré-dormance des bourgeons (du début de juin au début d'août) l'écart-type reste faible ; le débourrement est groupé et homogène.

TABLEAU 8

Ecarts-types des durées individuelles de débourrement
Cycles végétatifs 1958-1959 *et* 1959-1960

1958-1959			1959-1960		
Date de Prélèvement	Témoin	Rindite	Date de Prélèvement	Témoin	Rindite
9-VII	4,25	—	15-VI	4,51	—
23-VII	5,71	—	1-VII	5,31	—
6-VIII	8,92	—	15-VII	4,45	—
21-VIII	—	—	1-VIII	13,44	—
3-IX	29,03	6,92	17-VIII	66,24	4,73
17-IX	21,3	3,95	1-IX	69,28	8,55
4-X	22,50	5,02	15-IX	29,91	6,97
31-X	24,44	7,33	1-X	16,01	6,15
14-XI	10,93	5,07	15-X	17,08	7,26
28-XI	4,57	4,71	13-XI	12,31	2,18
12-XII	2,72	6,50	6-XI	6,52	2,52
26-XII	6,42	5,26	11-XII	5,48	1,86
23-I	3,64	3,63	5-XII	2,49	5,05
6-II	3,47	5,71	5-I	3,72	9,27
20-II	3,92	2,70	16-I	5,37	4,92
6-III	3,14	4,60	2-II	5,02	4,01
20-III	3,82	4,04	15-II	4,77	4,45
			1-III	2,75	6,45
			15-III	3,35	6,58

TABLEAU 9

Ecarts-types des durées individuelles de débourrement
Cycles végétatifs 1960-1961 *et* 1961-1962

1960-1961			1961-1962		
Date de Prélèvement	Témoin	Rindite	Date de Prélèvement	Témoin	Rindite
16-VIII	41,64	—	16-VIII	37,41	6,75
3-IX	34,18	5,18	4-IX	32,30	4,45
14-IX	—	5,20	18-IX	35,53	3,42
3-X	10,27	4.83	3-X	21,29	3,64
17-X	9,49	5,80	16-X	14,28	2,41
2-XI	6,70	2,70	6-XI	10,80	2,04
15-XI	5,67	6,66	16-XI	4,06	1,80
1-XII	3,94	3,90	29-XI	2,31	4,03
14-XII	2,36	2,85	13-XII	4,70	3,98
2-I	2,34	—	3-I	1,64	3,30
16-I	3,24	4,19	15-I	1,43	2,43
1-II	2,23	4,47	3-II	2,40	1,73
15-II	3,25	4,76	14-II	0,85	3,44
1-III	2,15	5,30	9-III	2,03	1,94
			14-III	1,70	2,63

2) Pendant la première période de la deuxième phase, qui commence avec l'entrée en dormance, l'écart-type atteint dès le début une valeur maximum, puis décroît d'une façon plus ou moins régulière.

3) Dès le début de la deuxième période, l'écart-type atteint une valeur très faible et ne décroît plus que très lentement et d'une manière linéaire, comme le montrent les droites de régression des écarts-types sur le temps (Tableau 10).

TABLEAU 10

Droites de régression des écarts-types des durées individuelles de débourrement sur le temps — Deuxième période du cycle végétatif

Cycle végétatif	Equation de la droite de régression	Valeur de t	Signification
1958-1959	Y = 4,25 — 0,009 X	4,83*	NS — 0,50 < P < 0,70
1959-1960	Y = 6,90 — 0,016 X	2,39*	NS — 0,90 < P
1960-1961	Y = 78,10 — 0,312 X	10,30	S — P < 0,001
1961-1962	Y = 5,25 — 0,019 X	2,48	S — P < 0,05

* Les valeurs marquées d'un astérisque sont des χ^2 d'ajustement à la droite de régression calculée.

Le χ^2 a été utilisé à la place du test t car le coefficient de régression n'est pas significativement différent de 0 (droite voisine d'une parallèle à l'axe des X).

Tous les coefficients de régression calculés sont donc significatifs et présentent la particularité d'être négatifs. Les variations de l'écart-type des durées individuelles de débourrement en fonction du temps sont donc linéaires et très faiblement décroissantes.

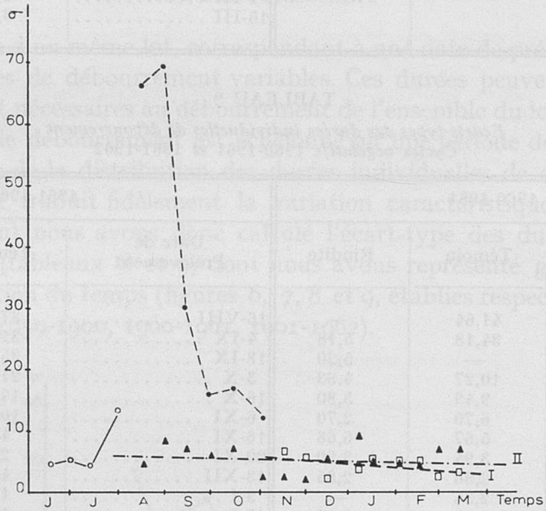


Fig. 7. — Variations de l'écart-type des durées individuelles de débourrement (σ) en fonction du temps (cycle végétatif 1959-1960). I : droite de régression pour la deuxième période de dormance (Témoin). II : droite de régression (Rindite).

Ainsi, au cours de cette 2e période, les écarts-types atteignent des valeurs très faibles par rapport à celles de la première période et ne subissent qu'une légère diminution avec le temps. Sur le plan biologique une telle constatation traduit une homogénéisation des durées individuelles de débourrement : le débourrement devient

groupé et régulier au sein d'un même lot. Cette homogénéisation s'améliore très faiblement au cours de la 2e période. Il est remarquable de constater la concomitance de la diminution brutale de l'écart-type et du changement de la vitesse de décroissance des DD 50. Les deux phénomènes semblent étroitement liés et caractérisent sans ambiguïté le passage de la première à la deuxième période de la dormance.

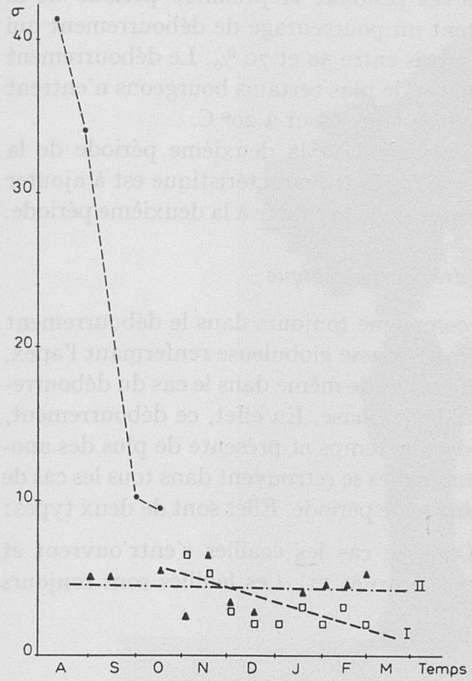


FIG. 8. — Variations de l'écart-type des durées individuelles de débourrement (σ) en fonction du temps (cycle végétatif 1960-1961). I : droite de régression pour la deuxième période de dormance (Témoin). II : droite de régression (Rindite).

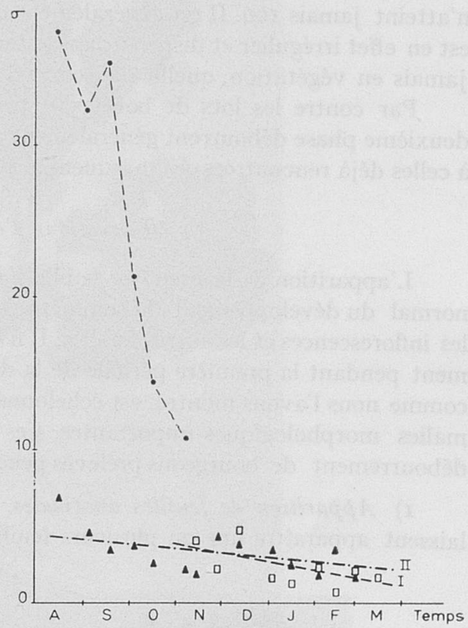


FIG. 9. — Variations de l'écart-type des durées individuelles de débourrement (σ) en fonction du temps (cycle végétatif 1961-1962). I : droite de régression pour la deuxième période de dormance (Témoin). II : droite de régression (Rindite).

C. — OBSERVATIONS PHYSIOLOGIQUES ET MORPHOLOGIQUES SUR LE DÉBOURREMENT

L'observation méthodique des débourrements de bourgeons latents poursuivie pendant 4 cycles végétatifs nous a permis de faire de nombreuses remarques et constatations d'ordre physiologique et morphologique.

a) *Observations d'ordre physiologique*

Les bourgeons latents prélevés pendant la phase de pré-dormance, c'est-à-dire à partir du début de juin jusqu'en août, sont portés par des sarments non encore aoûtés et parfois incomplètement lignifiés. Certains d'entre eux se nécrosent au bout de quelques jours dans le sable humide où ils sont plantés. La sensibilité à la nécrose paraît d'autant plus grande que les boutures à un bourgeon sont plus jeunes et par suite moins lignifiées.

Par suite, dès l'entrée en dormance, la nécrose disparaît complètement. Les boutures peuvent vivre plusieurs mois dans le sable humide sans subir d'altérations, les bourgeons restant à l'état latent. Cependant, au bout de 7 ou 8 mois, si le débourrement n'a pas eu lieu, elles commencent à se nécroser lentement. Certaines boutures peuvent toutefois subsister ainsi à l'état de vie ralentie pendant 9 à 10 mois.

Les lots de bourgeons dormants, prélevés pendant la première période de la deuxième phase du cycle végétatif, présentent un pourcentage de débourrement qui n'atteint jamais 100. Il est généralement compris entre 50 et 70 %. Le débourrement est en effet irrégulier et dispersé dans le temps et de plus certains bourgeons n'entrent jamais en végétation, quelle que soit la durée de leur séjour à 20° C.

Par contre les lots de bourgeons prélevés pendant la deuxième période de la deuxième phase débourrent généralement à 100 %. Cette caractéristique est à ajouter à celles déjà rencontrées qui marquent le passage de la première à la deuxième période.

b) *Observations d'ordre morphologique*

L'apparition de la première feuille s'accompagne toujours dans le débourrement normal du développement du sommet végétatif, masse globuleuse renfermant l'apex, les inflorescences et les autres feuilles. Il n'en est pas de même dans le cas du débourrement pendant la première période de la deuxième phase. En effet, ce débourrement, comme nous l'avons montré, est échelonné dans le temps et présente de plus des anomalies morphologiques importantes. Ces anomalies se retrouvent dans tous les cas de débourrement de bourgeons prélevés pendant cette période. Elles sont de deux types :

1) *Apparition de feuilles anormales.* Dans ce cas les écailles s'entr'ouvrent et laissent apparaître une ou plusieurs feuilles (fig. 10 et 11). Ces feuilles sont toujours

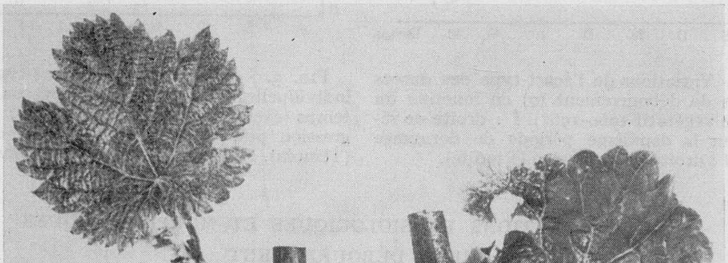


FIG. 10. — *A gauche* : bouture témoin présentant une pousse normale avec une feuille symétrique. *A droite* : bouture présentant une pousse anormale avec une feuille asymétrique, aux contours irréguliers. Remarquer le limbe épais de couleur foncée.

asymétriques et présentent une nervation anormale, des contours dentelés et irréguliers et enfin un limbe épaissi, dur et cassant (fig. 12). Leur coloration verte est beaucoup plus foncée que celle d'une feuille normale.

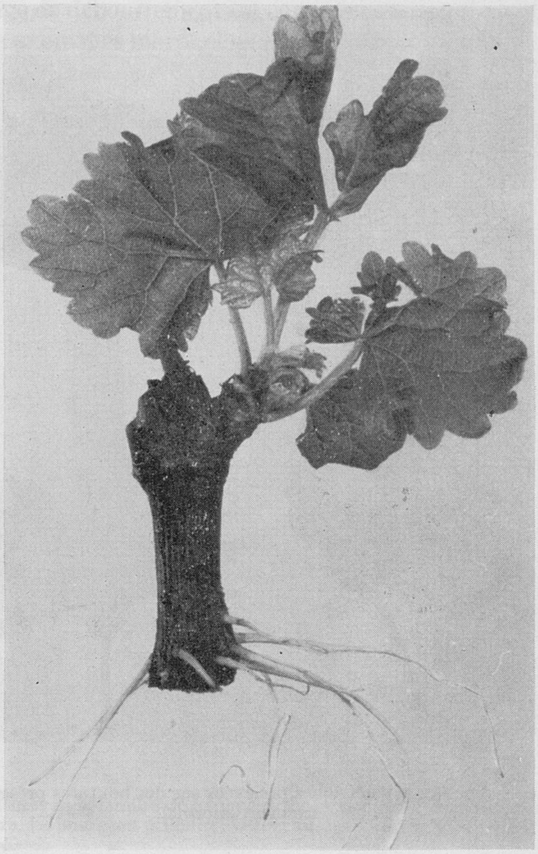


FIG. 11. — Bouture présentant une pousse anormale. Les feuilles sont déformées et laciniées. Le limbe est épais et cassant.

2) *Développement d'une pousse sans feuille.* Parfois aucune feuille ne se développe et seule sort des écailles une pousse de 1 à 2 cm portant à son extrémité le sommet végétatif non étalé et informe (fig. 13).

L'observation attentive de telles anomalies morphologiques nous a montré que ces pousses et ces feuilles provenaient généralement du bourgeon secondaire et non du bourgeon principal resté à l'état latent. Cette constatation n'est pas dénuée d'intérêt sur le plan physiologique. Elle peut être utile pour la compréhension des mécanismes de corrélation existant au sein d'un même bourgeon atent entre les bourgeons élémentaires d'ordre différent. Il semble, à première vue, que l'intensité de la dormance ne soit pas la même dans les divers bourgeons élémentaires et qu'elle soit plus forte

dans le bourgeon principal. Lorsque ce dernier est dans l'impossibilité de débourrer, tout se passe comme s'il était remplacé par le bourgeon secondaire, peut-être moins dormant que lui. Dans la suite de ce travail, nous ne distinguerons pas les deux ordres de bourgeons élémentaires et nous ne parlerons que du bourgeon latent considéré comme une unité.

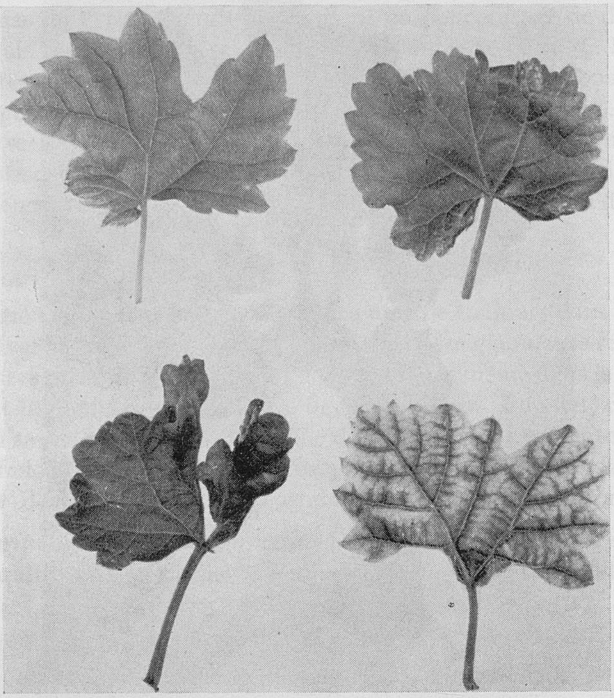


FIG. 12. — Feuilles asymétriques prélevées sur des boutures présentant un débourrement anormal.

D. Conclusion

Dans la première partie de ce chapitre, consacré à l'étude du débourrement des bourgeons latents, nous avons mis en évidence un certain nombre de conclusions qu'il est utile de rappeler avant la suite de l'exposé des travaux. Elles peuvent se résumer ainsi :

1) Les bourgeons latents isolés sont capables d'entrer en végétation depuis le moment de leur formation sur le sarment jusqu'à leur entrée en dormance. C'est la première phase du cycle végétatif ou phase de *pré-dormance*.

2) La dormance est apparue en 1958, 1959, 1960 et 1961 pendant la première quinzaine d'août à des dates très peu différentes d'une année à l'autre. L'instauration de la dormance dans les bourgeons est le début de la deuxième phase du cycle végétatif.

3) La dormance a son intensité maximum dès son apparition.

4) La disparition de la dormance dans les conditions naturelles (mesurée par la décroissance des DD 50) se poursuit pendant deux périodes successives :

— une *première période* où la décroissance des DD 50 est rapide et le débourrement irrégulier et échelonné (écart-type des durées individuelles de débourrement élevé). Le pourcentage de débourrement est compris entre 50 et 70 % et tous les bourgeons présentent des anomalies morphologiques au débourrement.

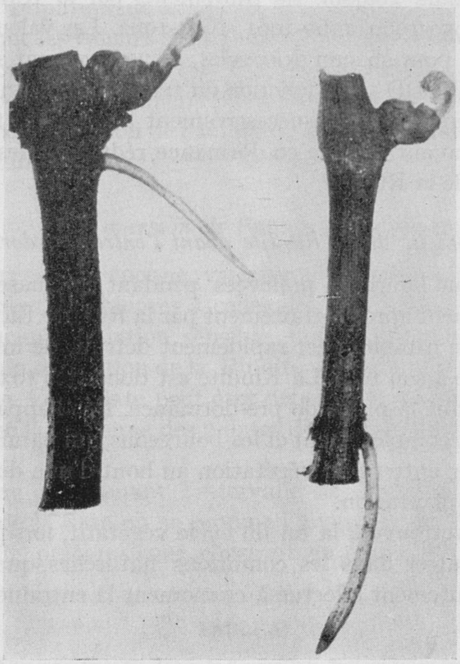


FIG. 13. — Boutures sans feuilles développées. On remarque une pousse allongée issue du bourgeon secondaire. Le bourgeon primaire, visible au-dessus du point de départ de la pousse, n'est pas développé.

— une *deuxième période* où la décroissance des DD 50 est plus lente et le débourrement régulier et groupé (écart-type des durées individuelles de débourrement faible et légèrement décroissant). Le débourrement a lieu à 100 % et aucune anomalie n'est constatée.

La limite entre ces deux périodes est variable d'une année à l'autre.

II. — Débourrement des bourgeons latents isolés ayant subi un traitement par la Rindite.

En même temps que l'étude du débourrement des bourgeons témoins, nous avons entrepris celles de bourgeons préalablement traités par la Rindite. Ce produit constitue, grâce à son action variable avec l'état physiologique des bourgeons, un instrument d'étude très précieux qui nous a permis de faire une analyse complète de l'état de dormance.

Comme pour les bourgeons témoins, nous envisagerons successivement, les variations des durées de débourrement (DD 50), les variations de l'écart des durées de débourrement, les variations de l'écart-type des durées individuelles de débourrement, et nous terminerons par des considérations générales sur l'action de la Rindite.

A. — Variations des durées de débourrement (DD 50)

Comme pour les lots Témoin, les traitements par la Rindite ont porté sur les 4 cycles 1958-1959, 1959-1960, 1960-1961, 1961-1962. Les valeurs des DD 50 des lots traités sont reportées, pour chacun des cycles, respectivement sur les tableaux 1, 2, 3 et 4. Les variations des DD 50 en fonction du temps sont données par les figures 2, 3, 4 et 5. Nous allons entreprendre successivement l'étude des trois points suivants : toxicité de la Rindite avant l'entrée en dormance, réduction des DD 50 par la Rindite, inversion de l'action de la Rindite.

a) *Toxicité de la Rindite avant l'entrée en dormance*

Les boutures à un bourgeon prélevées pendant la phase de pré-dormance se nécrosent très rapidement après le traitement par la Rindite. En l'espace de 4 à 5 jours les tissus brunissent, le cambium est rapidement détruit, de même que le liber. Puis le bourgeon se nécrose à son tour. La Rindite est donc très toxique pour les boutures et les bourgeons pendant la phase de pré-dormance. Dès l'apparition de la dormance, cette toxicité disparaît complètement et les bourgeons, qui paraissent avoir acquis une résistance à la Rindite, entrent en végétation au bout d'une durée de l'ordre de 20 à 25 jours à partir de la plantation.

Cette toxicité se retrouve à la fin du cycle végétatif, lorsque les bourgeons sont sur le point de débourrer dans les conditions naturelles, quelques jours avant le débourrement. Un traitement effectué à ce moment-là entraîne la mort d'un grand nombre de bourgeons.

b) *Réduction des DD 50 par la Rindite*

Le traitement par la Rindite a pour effet de provoquer l'entrée en végétation des bourgeons dormants au bout de 20 à 25 jours à 20° C. Cette réduction des DD 50 est un test de levée artificielle de la dormance. Les variations des DD 50 des lots traités, représentées sur les figures 2, 3, 4 et 5, peuvent être ajustées à des droites comme le montrent les résultats figurant au tableau 11.

TABLEAU 11

Droites de régression des DD 50 des lots Rindite sur le temps

Cycle végétatif	Equation de la droite de régression	Valeur de t	Signification
1958-1959	Y = 27,0 — 0,064 X	4,0	S — 0,001 < P < 0,01
1959-1960	Y = 26,30 — 0,020 X	7,32*	NS — 0,90 < P
1960-1961	Y = 28,0 — 0,025 X	5,03*	NS — 0,80 < P < 0,90
1961-1962	Y = 26,23 — 0,012 X	0,443*	NS — 0,90 < P

* Les valeurs marquées d'un astérisque sont des χ^2 d'ajustement à la droite de régression calculée.

Comme l'indique ce tableau, toutes les droites de régression sont significatives. La variation des DD 50 en fonction du temps est donc linéaire. Puisque tous les coefficients de régression sont négatifs, la variation est décroissante, mais assez faiblement toutefois. Ainsi la durée de débourrement décroît sensiblement, ce qui semble indiquer que l'action de la Rindite sur la levée de dormance est d'autant plus complète pour la dose utilisée que l'intensité de la dormance est plus faible. Cependancette légère décroissance, pour constante qu'elle soit d'une année à l'autre, ne représente qu'une faible amplitude de la DD 50, tout au plus 5 à 6 jours.

On remarque que les valeurs des DD 50 des lots traités par la Rindite ne subissent pas de variations comme celles des lots Témoin au moment du passage de la première à la deuxième période de la deuxième phase du cycle végétatif. Cette transition ne se traduit par aucune modification de l'action de la Rindite. Nous reviendrons ultérieurement sur ce point important.

c) *Inversion de l'action de la Rindite*

A partir d'une certaine époque, variable avec l'année, les valeurs des DD 50 des lots traités deviennent supérieures à celles des lots Témoin. Bien que les DD 50 ne marquent alors aucune variation sensible, nous admettons qu'à ce moment-là se produit une inversion de l'action de la Rindite qui, d'accélératrice du débourrement devient retardatrice. Cette date peut être déterminée à 6-7 jours près, si l'on admet qu'elle coïncide avec la moyenne des 2 dates de prélèvement entre lesquelles survient le changement.

Si l'on considère maintenant l'intervalle de temps qui sépare le début de la deuxième période de la date où se produit l'inversion de l'action de la Rindite, on remarque qu'il reste pratiquement constant au cours des 4 cycles végétatifs envisagés (tableau 12).

TABLEAU 12

Détermination des dates de l'inversion de l'action de la Rindite

Cycle végétatif	Début de la 2e période	Inversion de l'action de la Rindite	Durée de l'intervalle (en jours)
1958-1959	21 novembre	23 janvier	63
1959-1960	10 novembre	11 janvier	62
1960-1961	25 octobre	30 décembre	66
1961-1962	10 novembre	9 janvier	60

La durée de cet intervalle, comprise entre 60 et 66 jours, peut donc être considérée comme indépendante des conditions climatiques annuelles pendant 4 cycles consécutifs. Ce phénomène est remarquable et nous essaierons plus loin de lui donner une explication en accord avec les faits observés par ailleurs.

B. — Variations de l'écart des durées de débourrement

Pour mesurer et comparer l'action de la Rindite au cours du cycle végétatif des bourgeons, nous avons, pour chaque prélèvement, calculé la différence algébrique entre les durées de débourrement (DD 50) du lot Témoin et du lot traité par la Rindite.

Nous avons appelé écart des DD 50 la différence : DD 50 (Témoin) - DD 50 (Rindite). Sur les tableaux 1, 2, 3 et 4 figurent les valeurs de ces écarts pour les 4 cycles végétatifs. Les figures 14, 15, 16 et 17 représentent les variations de ces écarts en fonction du temps. Il apparaît que ces variations comportent deux phases correspondant à celles définies pour les lots Témoin, une phase de décroissance rapide qui coïncide avec la première période de la deuxième phase et une phase de décroissance plus lente qui coïncide avec la deuxième période. Ces variations paraissant linéaires, nous avons calculé les droites de régression et leur signification (tableaux 13 et 14).

TABLEAU 13

Droites de régression des écarts des DD 50 (Témoin-Rindite) sur le temps — Première période

Cycle végétatif	Equation de la droite de régression	Valeur de *t*	Signification
1958-1959	Y = 184,86 — 1,929 X	8,0	S — P < 0,001
1959-1960	Y = 156,66 — 1,589 X	6,62	S — 0,01 < P < 0,001
1960-1961	Y = 157,15 — 2,446 X	9,30	S — 0,01 < P < 0,02
1961-1962	Y = 202,88 — 1,961 X	12,19	S — P < 0,001

TABLEAU 14

Droites de régression des écarts des DD 50 (Témoin-Rindite) sur le temps
Deuxième période

Cycle végétatif	Equation de la droite de régression	Valeur de *t*	Signification
1958-1959	Y = 29,10 — 0,184 X	8,0	S — P < 0,001
1959-1960	Y = 31,45 — 0,202 X	8,62	S — 0,001 < P < 0,01
1960-1961	Y = 25,41 — 0,214 X	8,50	S — P < 0,001
1961-1962	Y = 31,52 — 0,222 X	6,68	S — P < 0,001

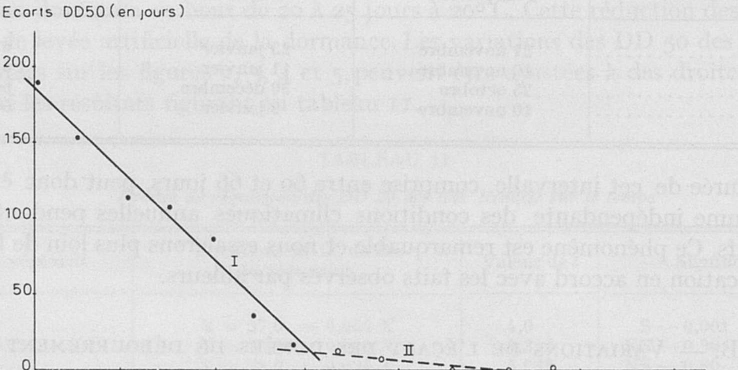


FIG. 14. — Variations des écarts des DD 50 (Témoin-Rindite) en fonction du temps (cycle végétatif 1958-1959). I : droite de régression pour la première période de dormance. II : droite de régression pour la deuxième période de dormance.

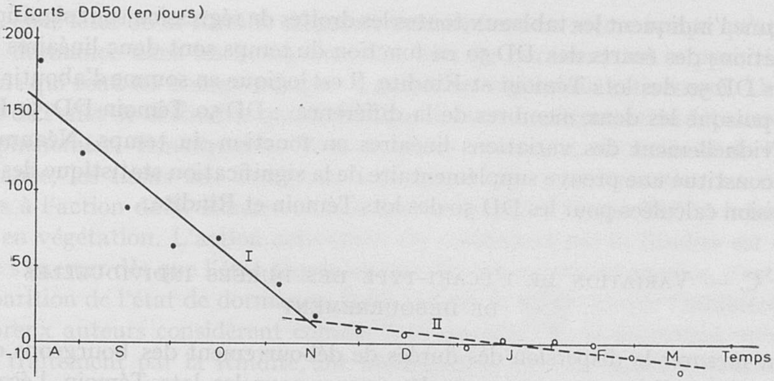


FIG. 15. — Variations des écarts des DD 50 (Témoin-Rindite) en fonction du temps (cycle végétatif 1959-1960). I : droite de régression pour la première période de dormance. II : droite de régression pour la deuxième période de dormance.

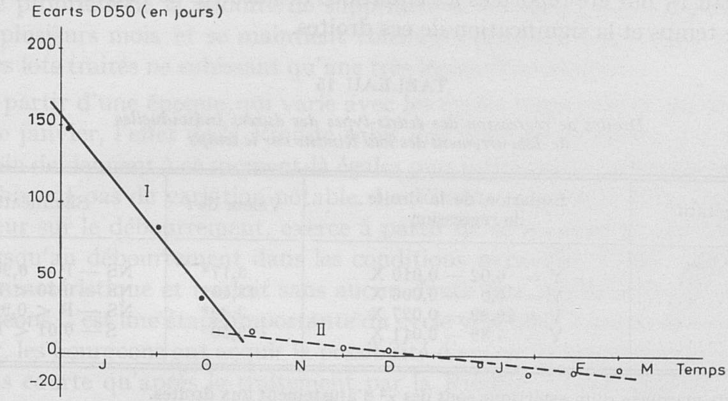


FIG. 16. — Variations des écarts des DD 50 (Témoin-Rindite) en fonction du temps (cycle végétatif 1960-1961). I : droite de régression pour la première période de dormance. II : droite de régression pour la deuxième période de dormance.

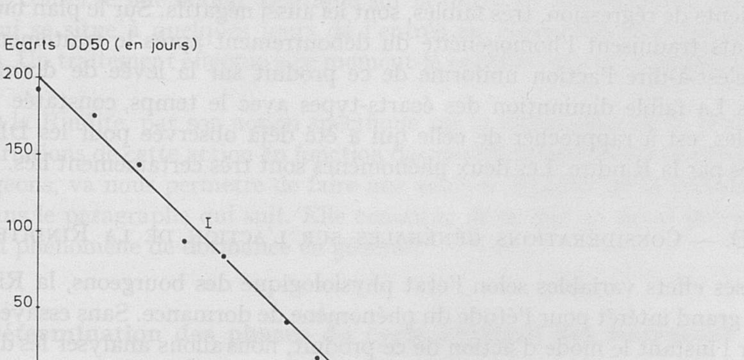


FIG. 17. — Variations des écarts des DD 50 (Témoin-Rindite) en fonction du temps (cycle végétatif 1961-1962). I : droite de régression pour la première période de dormance. II : droite de régression pour la deuxième période de dormance.

Comme l'indiquent les tableaux, toutes les droites de régression sont significatives. Les variations des écarts des DD 50 en fonction du temps sont donc linéaires comme celles des DD 50 des lots Témoin et Rindite. Il est logique en somme d'aboutir à un tel résultat puisque les deux membres de la différence : DD 50 Témoin-DD 50 Rindite, ont individuellement des variations linéaires en fonction du temps. Néanmoins ce résultat constitue une preuve supplémentaire de la signification statistique des droites de régression calculées pour les DD 50 des lots Témoin et Rindite.

C. — Variation de l'écart-type des durées individuelles de débourrement

Pour mesurer la dispersion des durées de débourrement des bourgeons d'un lot traité par la Rindite, nous avons calculé, comme pour les lots Témoin, l'écart-type des distributions des durées individuelles de débourrement (Tableaux 8 et 9). Les valeurs de cet écart-type sont variables avec les dates de prélèvement (figures 6, 7, 8 et 9). Sur le tableau 15 ont été reportées les équations des droites de régression des écarts-types sur le temps et la signification de ces droites.

TABLEAU 15

Droites de régression des écarts-types des durées individuelles de débourrement des lots Rindite sur le temps

Cycle végétatif	Equation de la droite de régression	Valeur de t	Signification
1958-1959	Y = 6,02 — 0,010 X	3,17*	NS — P < 0,90
1959-1960	Y = 6,0 — 0,006 X	13,40*	NS — 0,30 < P < 0,50
1960-1961	Y = 49,89 — 0,027 X	3,30*	NS — P < 0,90
1961-1962	Y = 4,39 — 0,011 X	2,50	S — 0,01 < P < 0,05

* Les valeurs marquées d'un astérisque sont des χ^2 d'ajustement aux droites.

Les droites de régression sont donc toutes significatives. Nous remarquons que les coefficients de régression, très faibles, sont ici aussi négatifs. Sur le plan biologique, ces résultats traduisent l'homogénéité du débourrement après le traitement par la Rindite, c'est-à-dire l'action uniforme de ce produit sur la levée de dormance des bourgeons. La faible diminution des écarts-types avec le temps, constatée au cours des 4 cycles, est à rapprocher de celle qui a été déjà observée pour les DD 50 des lots traités par la Rindite. Les deux phénomènes sont très certainement liés.

D. — Considérations générales sur l'action de la Rindite

Par ses effets variables selon l'état physiologique des bourgeons, la Rindite est d'un très grand intérêt pour l'étude du phénomène de dormance. Sans essayer d'expliquer pour l'instant le mode d'action de ce produit, nous allons analyser les différentes formes que revêt cette action spécifique.

1) La Rindite, tout d'abord, est toxique pour les bourgeons qui sont encore susceptibles de débourrer et qui, de ce fait, n'ont pas encore atteint le stade de dormance. Il nous est difficile pour le moment de préjuger le mécanisme exact de cette toxicité.

2) L'effet létal de la Rindite disparaît brutalement en même temps qu'apparaît l'état de dormance dans les bourgeons. Cet état de dormance est supprimé par le traitement qui rend les bourgeons aptes à entrer en végétation activement. Une telle inversion de l'effet de la Rindite qui, de toxique devient accélérateur du débourrement, est un phénomène remarquable. Tout se passe comme si, au moment de l'entrée en dormance, les tissus des bourgeons subissaient une transformation les rendant résistants à l'action de la Rindite et leur faisant acquérir l'impossibilité intrinsèque d'entrer en végétation. L'action activatrice du traitement par la Rindite est donc à même de s'exercer dès que l'état physiologique des bourgeons est propice, c'est-à-dire dès l'apparition de l'état de dormance. Il est permis de supposer que l'inhibiteur, que de nombreux auteurs considèrent comme le responsable de la dormance, subit, par suite du traitement par la Rindite, une modification plus ou moins importante qui aboutit à son inactivation et à la réalisation au sein du bourgeon de conditions physiologiques propices à l'entrée en végétation. Nous compléterons cette hypothèse en étudiant plus loin le mécanisme de l'action de la Rindite.

Cette propriété de la Rindite de supprimer la dormance des bourgeons subsiste pendant plusieurs mois et se maintient constante pendant toute cette période, la DD 50 des lots traités ne subissant qu'une très légère décroissance.

3) A partir d'une époque, qui varie avec les cycles végétatifs et qui se situe vers le mois de janvier, l'effet de la Rindite subit une nouvelle inversion. Les DD 50 des lots Témoin deviennent à ce moment-là égales puis inférieures à celles des lots Rindite qui ne subissent pas de variation notable. La Rindite, qui jusqu'alors avait un effet accélérateur sur le débourrement, exerce à partir de ce moment-là une action retardatrice jusqu'au débourrement dans les conditions naturelles. Cette nouvelle inversion est caractéristique et traduit sans aucun doute une modification physiologique des bourgeons. C'est une étape importante du cycle végétatif. A partir de cette époque-là en effet, les bourgeons ont acquis la possibilité d'entrer en végétation au bout d'une durée plus courte qu'après le traitement par la Rindite, ce qui laisse supposer que l'action de l'inhibiteur responsable de la dormance a cessé alors de s'exercer. Malgré cette suppression supposée de l'inhibition de croissance à l'intérieur des bourgeons, la Rindite conserve une action identique sur la durée de débourrement jusqu'à une époque qui se situe à quelques jours de l'entrée en végétation dans les conditions naturelles. Un traitement effectué à ce moment-là entraîne une forte létalité des bourgeons.

Ainsi la Rindite, par son action spécifique sur la suppression de la dormance et par les variations de cette action en fonction des modifications de l'état physiologique des bourgeons, va nous permetre de faire une analyse détaillée de la période de dormance dans le paragraphe qui suit. Elle constitue de ce fait un agent précieux pour l'étude du phénomène de dormance en général.

III. — Détermination des phases du cycle végétatif des bourgeons latents.

A la lumière des données et des résultats qui ont été exposés dans les paragraphes précédents, il est maintenant possible de définir et de préciser les différentes étapes rencontrées au cours du cycle végétatif des bourgeons latents. Nous nous proposons, à la suite de l'analyse des observations portant sur 4 cycles végétatifs consécutifs,

de faire une synthèse générale englobant l'ensemble des phénomènes relatifs à la vie des bourgeons latents. Cette synthèse comprendra essentiellement la définition de plusieurs phases dans le cycle végétatif. Ces phases, que nous allons définir successivement, sont les suivantes : phase de pré-dormance, phase d'entrée en dormance, phase de dormance, phase de levée de dormance, phase de post-dormance et phase de pré-débourrement.

A. — Phase de pré-dormance

Cette phase commence au moment où les bourgeons latents formés sur le sarment de l'année ont acquis un degré d'organisation et d'évolution qui leur permet de se développer et de donner naissance à une pousse nouvelle. Elle est caractérisée par le fait que les bourgeons, séparés de la plante-mère, et plantés isolément dans des conditions favorables à la croissance, se développent au bout d'un temps relativement court de l'ordre de 10 à 40 jours. L'absence totale de débourrement de ces bourgeons latents sur la plante-mère est due à l'inhibition exercée par les sommets végétatifs en voie de croissance active et par les feuilles adultes. C'est le phénomène bien connu de l'inhibition par corrélation, étudié en particulier par Champagnat (1954, 1955) sur les plantes ligneuses et par Huglin (1958) sur la Vigne.

Pendant la phase de pré-dormance, les bourgeons latents et les boutures qui les portent sont sensibles au traitement par la Rindite, qui entraîne leur mort.

Cette phase commence chaque année au moment de la formation des bourgeons, c'est-à-dire en mai-juin, et se termine dès l'apparition de l'état de dormance, soit dans la première quinzaine d'août pour la variété et le climat considérés.

B. — Phase d'entrée en dormance

Cette phase est d'une durée très courte, inférieure à 2 semaines. En effet l'entrée en dormance des bourgeons latents survient généralement dans le court laps de temps qui sépare deux prélèvements successifs, soit 15 jours en moyenne. L'entrée en dormance est donc un phénomène relativement rapide dans le temps, puisqu'il se produit en quelques jours, et dans l'espace, puisque l'intervalle de temps qui sépare l'entrée en dormance des bourgeons de la base et du sommet ne dépasse guère 2 semaines.

Pendant cette courte période, les bourgeons latents perdent la possibilité de débourrer rapidement qu'ils avaient acquise au moment de leur formation. Les potentialités de croissance sont alors minima. De plus, ils deviennent aptes à réagir favorablement après un traitement par la Rindite. Parallèlement, les tissus de la bouture perdent leur sensibilité au traitement qui ne provoque plus dès lors de nécroses graves.

La phase d'entrée en dormance, bien que très courte, est donc caractérisée par des phénomènes physiologiques très importants.

C. — Phase de dormance

Nous désignons par phase de dormance la première période de la deuxième phase du cycle végétatif que nous avons définie précédemment. Elle succède à la précédente et s'étend jusqu'à une époque variable avec les cycles végétatifs (de la fin d'octobre à la fin de novembre). Le début de cette phase de dormance est marqué par une

augmentation brutale des DD 50 des lots Témoin qui atteignent des valeurs de l'ordre de 200 jours, traduisant ainsi l'intensité maximum de la dormance dès son apparition. Cette ascension brutale est suivie d'une décroissance rapide des DD 50 qui se poursuit jusqu'à la fin de la phase, atteinte lorsque les DD 50 varient de 35 à 42 jours. L'écart-type des durées individuelles de débourrement, qui atteint des valeurs élevées au début de cette phase et diminue ensuite sensiblement, reste toutefois important jusqu'à la fin, ce qui reflète un débourrement échelonné et dispersé dans le temps. Pendant cette phase la Rindite provoque une levée totale et régulière de la dormance.

Bien qu'une diminution des DD 50 soit enregistrée au cours de la phase de dormance, il est difficile sinon impossible d'en conclure que la dormance est progressivement levée par suite de l'action des conditions climatiques auxquelles sont soumis les bourgeons. En effet si cette diminution est effective, il n'en reste pas moins que le débourrement est irrégulier et dispersé dans le temps et donne toujours naissance à des pousses et à des feuilles anormales. Le pourcentage de débourrement lui-même n'est jamais supérieur à 70. Il semble donc qu'au cours de cette phase, qui s'étend sur les mois d'août, septembre, octobre, et parfois novembre, l'état de dormance des bougeons ne subisse que peu de modifications. Si des suppressions de dormance caractérisées par des durées individuelles de débourrement plus faibles interviennent pendant cette phase, elles ne sont que partielles et incomplètes et n'intéressent jamais la totalité des bourgeons d'un lot. Il semble donc que les conditions extérieures n'aient qu'une action assez faible et de toute façon incomplète sur la disparition de l'état de dormance pendant toute cette période. On peut admettre, en première approximation, qu'au cours de la phase de dormance les bourgeons latents ne subissent que de légères modifications de leur état physiologique, insuffisantes toutefois pour assurer une levée de dormance homogène et complète.

D. — Phases de levée de dormance et de post-dormance

A la phase de dormance fait suite une autre phase que nous appellerons provisoirement phase de post-dormance et qui prend fin au moment où l'action de la Rindite s'inverse. Le début de cette phase est marqué par un changement dans la vitesse de décroissance des DD 50 qui devient beaucoup plus lente. Au débourrement irrégulier et échelonné de la phase de dormance succède un débourrement plus régulier et plus groupé qui se traduit par un écart-type faible et peu fluctuant. L'état de dormance semble avoir diminué considérablement d'intensité et s'être homogénéisé : il s'est produit une levée de dormance. L'action de la Rindite sur la suppression de la dormance ne subit aucune modification. Ces caractéristiques se maintiennent valables pendant toute la durée de cette phase, qui est marquée, d'une part par l'action des conditions climatiques sur la date de son apparition et d'autre part, par la constance de sa durée.

1) *Action des conditions climatiques sur l'apparition de la phase de post-dormance*

Comment expliquer le passage brusque et rapide de la phase de dormance à celle de post-dormance ? Rappelons d'une part, que ce passage s'effectue dans l'espace relativement court qui sépare deux prélèvements consécutifs, c'est-à-dire environ

deux semaines, et que, d'autre part, il se produit chaque année à une époque variable (de fin octobre à fin novembre). Cette brusque transition, survenant chaque année à une date différente, fait évidemment penser à une influence des conditions climatiques, ce que nous allons envisager maintenant.

En l'espace de quelques jours il se produit dans les bourgeons des modifications physiologiques telles que le débourrement devient homogène et donne naissance à des pousses et à des feuilles normales. Il semble donc que l'intensité de la dormance ait diminué considérablement dans tous les bourgeons sous l'action des conditions climatiques extérieures. Puisque les basses températures sont données pour efficaces sur la suppression de la dormance, nous avons recherché s'il existait une relation entre les basses températures subies par les bourgeons depuis leur entrée en dormance et les variations de la date du début de la phase de post-dormance enregistrées au cours des 4 cycles végétatifs étudiés. Nous avons calculé pour cela les sommes des heures à température inférieure à 10° C, depuis le 1er août jusqu'au début de la phase de post-dormance. Le seuil de 10° a été retenu car il est adopté par de nombreux auteurs comme la température limite efficace pour la levée de dormance par le froid (tableau 16).

TABLEAU 16

Sommes des heures à température inférieure à 10° C
(du 1er août de chaque année au début de la phase de post-dormance)

Cycle végétatif	Date du début de la phase de post-dormance	Somme des heures
1958-1959	21 novembre	616
1959-1960	10 novembre	338
1960-1961	25 octobre	180
1961-1962	10 novembre	326

Si l'on admet que la levée partielle de dormance se produit dès que les bourgeons ont subi une température inférieure à 10° C pendant un nombre d'heures constant, on devrait s'attendre à avoir chaque année la même somme d'heures au début de la phase de post-dormance. Or il n'en est pas ainsi. Au contraire, il semble que la date du début de la phase de post-dormance est d'autant plus tardive que la somme des heures est plus élevée. Par conséquent, il faut admettre que le critère choisi pour relier l'action des basses températures à la variation de la date de levée de dormance n'est pas adéquat. Puisque la transition entre les phases de dormance et de post-dormance s'opère en l'espace de quelques jours, nous avons pensé qu'il pouvait être opportun de considérer les températures moyennes journalières inférieures à 10° C pendant ces jours-là. Sur la figure 18 nous avons représenté graphiquement tous les jours où la température moyenne journalière a été inférieure à 10° C, depuis le 1er août jusqu'au début de la phase de post-dormance. L'examen des graphiques des 4 cycles végétatifs montre d'emblée que la date du début de la phase de post-dormance survient toujours à la fin d'une période de plusieurs jours consécutifs à température moyenne inférieure à 10° C. Tout se passe comme si les périodes courtes de 1, 2 ou 3 jours de température basse étaient inefficaces sur la levée de dormance. Il apparaît donc, selon toute vraisemblance, que seule une période d'une durée minimum de 7 jours est nécessaire et suffisante pour provoquer le changement de phase, c'est-à-

dire la suppression partielle de la dormance dans les bourgeons. Ainsi peut s'expliquer le fait qu'au cours du cycle 1958-1959 en particulier, une somme de températures basses importante mais répartie en plusieurs périodes courtes suivies d'une période longue, ait été nécessaire pour déterminer le changement de phase.

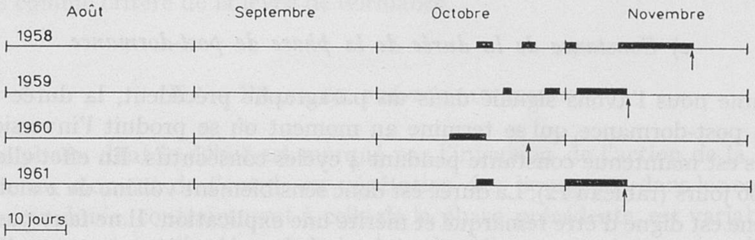


Fig. 18. — Représentation graphique des jours à température moyenne inférieure à 10 °C. Les flèches indiquent la date du début de la phase de post-dormance.

Le cycle 1960-1961, par contre, a été marqué par la présence unique, en octobre, d'une période continue de 7 jours de températures basses, condition qui s'est révélée suffisante pour supprimer partiellement la dormance.

Nous sommes donc en droit d'admettre que la condition requise pour le passage de la phase de dormance à celle de post-dormance paraît être la réalisation d'une période d'au moins 7 jours consécutifs de température moyenne inférieure à 10° C. C'est cette période que nous appelons *phase de levée de dormance*. En fait sa durée est très courte puisqu'elle est comprise entre 7 et 15 jours. Durant ce laps de temps, marqué par une température moyenne journalière inférieure à 10° C, les bourgeons subissent une transformation physiologique importante qui les rend aptes à débourrer au bout d'une durée beaucoup plus courte qu'avant. Ils acquièrent alors des potentialités de croissance qui leur faisaient défaut. Comme nous venons de le remarquer, le séjour à une température moyenne inférieure à 10° C pendant une durée qui ne dépasse pas 7 jours, produit un effet insuffisant sur les bourgeons. Cet effet paraît même être détruit par une exposition à une température supérieure à 10° C. Tout se passe donc comme si une période de basses températures au moins égale à 7 jours consécutifs était nécessaire pour que les bourgeons atteignent un niveau de potentialités de croissance à partir duquel ils peuvent débourrer. Ce niveau est atteint graduellement, mais si la période froide nécessaire de 7 jours consécutifs est interrompue par une période plus chaude, il y a réversibilité, c'est-à-dire que l'effet du froid est annulé et que l'état physiologique des bourgeons redevient ce qu'il était au départ. Par contre, le niveau atteint au bout d'une période continue de basses températures au moins égale à 7 jours, semble être irréversible. Nous l'appelons *seuil d'irréversibilité*. Ce seuil correspond à un certain niveau de potentialités de croissance qui n'est pas encore le niveau maximum. Les bourgeons en effet, après avoir atteint ce stade, conservent les propriétés physiologiques acquises sous l'effet du froid, mais leur DD 50 est encore plus élevée qu'après le traitement par la Rindite qui supprime complètement l'état de dormance. Cette dernière caractéristique montre donc qu'il subsiste encore dans les bourgeons une dormance résiduelle, de faible intensité mais suffisante, toutefois, pour retarder légèrement le débourrement. Cette dormance disparaît pro-

gressivement avec le temps et ne peut pas être abrégée de manière significative par le froid comme nous allons le voir dans le prochain paragraphe.

Dès que les bourgeons ont atteint le seuil d'irréversibilité à la fin de la période de froid ou *phase de levée de dormance*, ils entrent dans la *phase de post-dormance* proprement dite.

2) Constance de la durée de la phase de post-dormance

Comme nous l'avons signalé dans un paragraphe précédent, la durée de cette phase de post-dormance, qui se termine au moment où se produit l'inversion de la Rindite, s'est maintenue constante pendant 4 cycles consécutifs. En effet elle a varié de 60 à 66 jours (tableau 12). La durée est donc sensiblement voisine de 2 mois. Un tel phénomène est digne d'être remarqué et mérite une explication. Il ne faut pas oublier que si le début de la phase de post-dormance est marqué par une suppression partielle de la dormance qui devient alors homogène pour l'ensemble des bourgeons, il n'en est pas moins vrai que la durée de débourrement continue encore à décroître lentement jusqu'à la fin de cette phase. De plus, la Rindite continue à accélérer le débourrement, ce qui tend à prouver qu'il subsiste encore dans les bourgeons une partie de l'inhibiteur que la Rindite est supposée neutraliser. Néanmoins, placés à 20° C, les bourgeons sont tous capables de se développer et de donner des pousses normales, alors qu'ils n'avaient pas cette capacité avant de subir l'action de la période de températures basses définie plus haut. Nous pouvons donc supposer que cette action du froid a eu pour effet de supprimer la cause intrinsèque qui s'opposait au débourrement homogène et régulier, en ne laissant subsister dans les bourgeons que celle qui s'oppose à une durée de débourrement courte. Ainsi l'état de dormance étant partiellement supprimé, il ne subsisterait plus qu'une *dormance résiduelle*, de faible intensité. C'est pour cette raison que nous avons dénommé cette phase *phase de post-dormance*, marquant ainsi que les bourgeons sont désormais capables de se développer et de donner des pousses normales, sans qu'ils aient à subir un supplément de froid. Ce point est de la plus haute importance pour la suite des explications.

Remarquons que la phase de levée de dormance, qui précède celle de post-dormance, coïncide avec la première période longue de basses températures, qui survient généralement dans le courant de l'automne (octobre-novembre), avant les grands froids de la période hivernale (décembre, janvier, février). Or, c'est précisément pendant cette période hivernale que se déroule en partie la phase de post-dormance dont la durée, pratiquement constante, est d'environ 2 mois. Il semble donc que les variations des conditions thermiques annuelles n'influent pas sur la durée de cette phase. Une telle constatation n'a rien de surprenant puisque nous venons de voir que les bourgeons n'exigeaient plus de supplément de froid pour débourrer, à partir du début de la phase de post-dormance. Tout se passe comme si, après la suppression partielle de la dormance pendant la période froide de longue durée, la dormance résiduelle subsistant dans les bourgeons disparaissait d'une manière lente et indépendamment des conditions thermiques extérieures subies pendant la période de post-dormance. Les transformations de l'état physiologique qui s'opèrent dans les bourgeons pendant cette phase ne paraissent pas influencées de façon sensible par des facteurs extérieurs tels que la température puisque, quelles que soient les variations annuelles de ces facteurs, la durée de ces transformations est, pour les cycles étudiés, toujours de

l'ordre de 2 mois. Cette observation tend donc à prouver que les températures basses hivernales sont sans action notable sur le déroulement de la dormance. Ce résultat nous permet de mesurer l'importance des erreurs d'interprétation que l'on peut commettre en recherchant une relation entre les sommes de températures basses reçues pendant toute la période hivernale et le débourrement des bourgeons au printemps, considéré comme critère de la levée de dormance.

E. — Phase de pré-débourrement

Cette phase, dont le début est marqué par l'inversion de l'action de la Rindite, se termine au moment de l'entrée en végétation des bourgeons dans les conditions naturelles. Sa durée, contrairement à celle de la phase précédente, est variable d'une année à l'autre puisqu'elle dépend de la date du débourrement, soumise elle-même aux conditions climatiques annuelles. Au début de cette phase, les valeurs des DD 50 des lots Témoin sont comprises entre 21 et 26 jours, phénomène régulièrement observé au cours des 4 cycles étudiés. La valeur des DD 50 des lots Témoin au début de la phase de pré-débourrement est donc peu fluctuante d'une année à l'autre. Il est remarquable de constater que la DD 50 moyenne de l'ensemble des lots de bourgeons traités par la Rindite est du même ordre de grandeur (respectivement 21, 24, 25, et 26 jours pour chacun des cycles). Ainsi, les bourgeons prélevés chaque année au moment où l'effet de la Rindite devient inhibiteur, atteignent le stade du débourrement au bout d'un laps de temps analogue à celui des bourgeons traités par la Rindite à n'importe quel état de dormance. Cette constatation nous autorise à penser que ces deux types de bourgeons sont au même stade physiologique au moment où ils sont mis dans le milieu favorable au débourrement. Par suite, si l'on admet l'hypothèse que l'action de la Rindite consiste à neutraliser un inhibiteur présent dans les bourgeons, il est logique de penser qu'au moment de l'inversion de l'effet de la Rindite, cet inhibiteur a complètement disparu ou tout au moins cessé d'être actif dans les bourgeons témoins. Quoi qu'il en soit, les bourgeons, au début de cette phase, se trouvent dans un état physiologique tel qu'ils sont aptes à débourrer au bout de 21 à 26 jours une fois placés dans des conditions favorables : ils ont alors acquis les potentialités de croissance maxima.

Les réactions biochimiques qui conduisent au déclenchement des mitoses et par suite à la croissance sont étroitement soumises aux conditions de température. Lorsque le milieu est à 20° C, le débourrement est atteint au bout de 21 à 26 jours. Si la température est plus basse et irrégulière, comme c'est le cas dans le milieu extérieur, l'entrée en végétation se fera au bout d'un temps plus long. Néanmoins, l'effet de la température est cumulatif à partir de ce stade, puisque la DD 50 de bourgeons prélevés à l'extérieur et placés à 20° C décroît régulièrement jusqu'au moment du débourrement dans les conditions naturelles. Ainsi, au moment où l'effet de la Rindite s'inverse, les bourgeons ont acquis les potentialités de croissance maxima mais le retard observé dans l'entrée en végétation est dû à une insuffisance thermique dans les conditions naturelles. La température est donc le facteur limitant.

Cette phase, au cours de laquelle se déroulent, à un rythme variable avec l'année, les réactions du métabolisme conduisant à la croissance est en quelque sorte la phase préparatoire du débourrement et mérite donc d'être appelée *phase de pré-débourrement*.

Elle correspond à ce que certains auteurs désignent sous le nom de période de *repos forcé* ou de *dormance forcée*. Nous préférons l'appeler phase de pré-débourrement car cette dénomination implique, d'une part le déroulement dans les bourgeons des processus métaboliques préliminaires du débourrement, et d'autre part l'effet cumulatif de la température sur ces processus.

IV. — Conclusion

Nous venons ainsi de définir les phases qui constituent le cycle végétatif des bourgeons latents. Cette répartition en phases, dont les limites sont caractérisées par des modifications nettes de phénomènes physiologiques précis, a été rendue possible grâce à l'étude analytique du débourrement et à l'utilisation de la Rindite comme agent de suppression de la dormance. Afin de faciliter cette définition en 6 phases, nous avons reporté sur le tableau 17 les principales caractéristiques retenues pour la détermination.

De plus sur la figure 19 nous avons représenté graphiquement l'évolution des potentialités de croissance au cours d'un cycle végétatif complet. Y figurent également, à titre d'exemple, les tempétatures moyennes journalières enregistrées

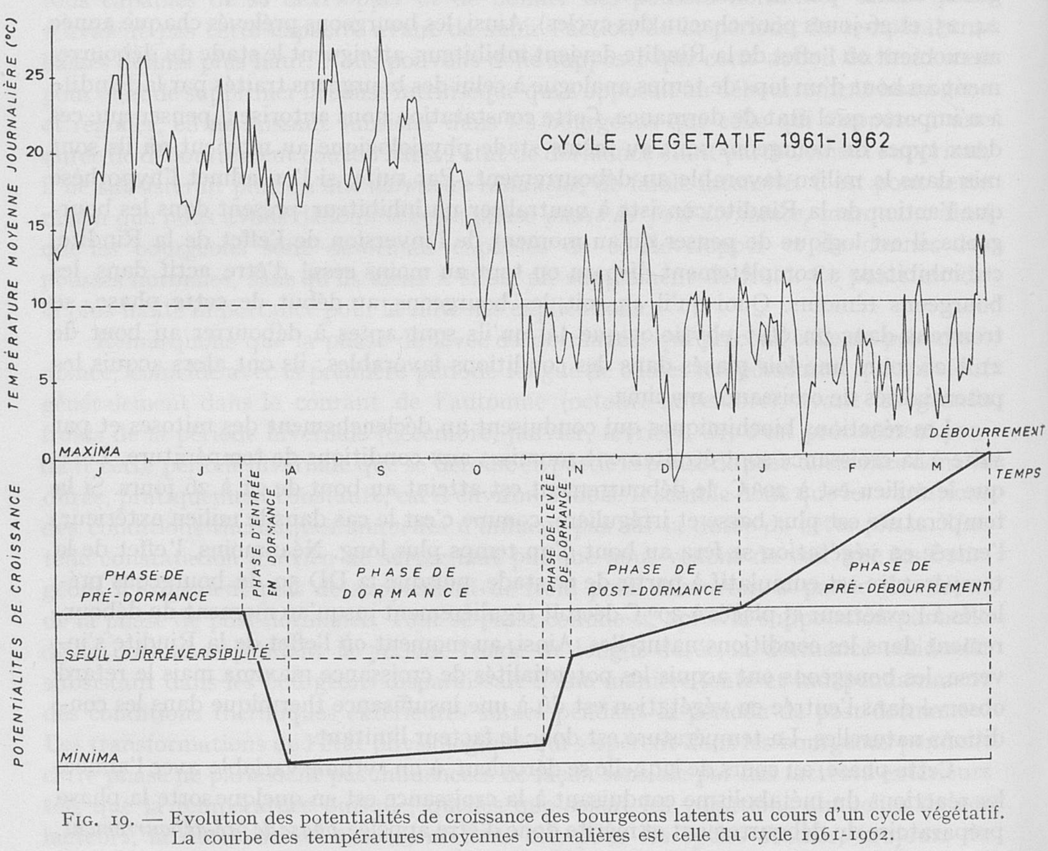


FIG. 19. — Evolution des potentialités de croissance des bourgeons latents au cours d'un cycle végétatif. La courbe des températures moyennes journalières est celle du cycle 1961-1962.

TABLEAU 17

Caractéristiques des phases du cycle végétatif des bourgeons latents

Phase	Témoin		Rindite		Ecarts des DD 50 (Témoin-Rindite)
	DD 50	Ecart-type des durées individuelles de débourrement	DD 50	Ecart-type des durées individuelles de débourrement	
Pré-dormance	10 à 40 jours environ constante	faible constant	létale		
Entrée en dormance					
Dormance	200 à 42 jours environ fortement décroissante	élevé fortement décroissant	21 à 25 jours environ très faiblement décroissante	faible très faiblement décroissant	élevés positifs fortement décroissants
Levée de dormance					
Post-dormance	42 à 25 jours environ faiblement décroissante	faible très faiblement décroissant	21 à 25 jours environ très faiblement décroissante	faible très faiblement décroissant	faibles positifs faiblement décroissants
Pré-débourrement	25 à 0 jours environ faiblement décroissante	faible très faiblement décroissant	21 à 25 jours environ très faiblement décroissante	faible très faiblement décroissant	faibles négatifs faiblement croissants

pendant le cycle 1961-1962. Sur cette figure nous remarquons que les potentialités de croissance restent maxima durant toute la phase de pré-dormance, ce qui traduit la possibilité des bourgeons d'entrer en végétation à ce moment-là. Puis, au cours de la phase d'entrée en dormance, les potentialités de croissance deviennent minima et ne subissent, tout au long de la phase de dormance, qu'une très légère augmentation, variable avec les bourgeons, mais toujours insuffisante pour donner un débourrement rapide, régulier et homogène. Ce n'est que pendant la période continue de basses températures inférieures à 10° C, qui constitue la phase de levée de dormance, que les bourgeons atteignent le seuil d'irréversibilité. Ce seuil ne correspond pas encore aux potentialités maxima qui ne seront réalisées qu'à la fin de la phase de post-dormance. A partir de ce moment-là, les bourgeons sont sensibles à toutes les températures extérieures favorables à la croissance. L'effet de ces températures est cumulatif et les bourgeons sont alors le siège d'une prolifération cellulaire plus ou moins intense qui conduit à une croissance interne des organes du futur rameau. La vitesse de cette croissance interne dépend évidemment des conditions thermiques du milieu extérieur qui conditionnent la date de l'ouverture du bourgeon (débourrement).

Cette subdivision du cycle végétatif des bourgeons latents en 6 phases distinctes, caractérisées par des variations précises des propriétés physiologiques, nous sera d'une grande utilité à la fois pour l'exposé et pour l'interprétation des résultats ultérieurs.

CHAPITRE II

ÉTUDE DES CORRÉLATIONS ENTRE BOURGEONS LATENTS

Dans le chapitre précédent nous avons fait porter notre étude sur des bourgeons latents isolés, sans tenir compte de leur position sur le sarment. La détermination des durées individuelles de débourrement a servi au calcul de la DD 50 du lot de bourgeons prélevés à une date donnée. Cependant il nous a paru indispensable de consacrer une étude particulière aux rapports éventuels entre la position des bourgeons d'une part, le déroulement des différentes phases du cycle végétatif, l'entrée en dormance et l'intensité de la dormance d'autre part. En effet, les bourgeons situés sur un même sarment ne se comportent pas toujours comme des unités indépendantes mais sont reliés entre eux par des corrélations plus ou moins étroites dont l'intensité est variable avec le stade physiologique. Notre intention n'est pas de mettre en évidence des corrélations d'inhibition responsables en particulier de l'absence de débourrement des bourgeons latents sur la plante pendant la phase de pré-dormance. Ce phénomène est maintenant bien connu depuis les travaux de Huglin (1958). Nous nous proposons plutôt de définir les relations entre la position des bourgeons sur le sarment et l'entrée en dormance, entre l'entrée en dormance et l'aoûtement et enfin entre la position des bourgeons sur le sarment et l'intensité de la dormance. Nous allons maintenant développer successivement ces différents points.

I. — Relation entre la position des bourgeons sur le sarment et l'entrée en dormance.

La plantation des bourgeons dans l'ordre de leur position sur le sarment a permis de nombreuses observations sur la dynamique de l'entrée en dormance du sarment. Nous avons adopté comme critère d'entrée en dormance l'absence de débourrement du bourgeon au bout de 40 jours. Sur chaque sarment, les bourgeons ont été répartis en 3 groupes correspondant chacun à un tiers de la longueur totale à partir de la base. Pour le prélèvement du 6 août 1958, nous avons dressé un tableau pour l'ensemble des 5 sarments étudiés, qui comporte, pour chaque tiers, le nombre de bourgeons débourrés et non débourrés (Tableau 18).

Un premier examen de ce tableau montre que les bourgeons non débourrés se situent surtout dans le premier tiers du sarment. Pour faire une analyse plus précise

de cette répartition, nous faisons appel au χ^2 d'homogénéité. Le principe de cette méthode consiste à calculer pour chaque valeur observée, la valeur théorique que donnerait une répartition due seulement au hasard. Une fois connues ces valeurs théoriques, on calcule à partir des χ^2 partiels le χ^2 total de l'ensemble de la répartition. Il est égal à 9,30 dans le cas présent, ce qui correspond à une probabilité inférieure à 0,01. On ne peut donc pas considérer que la répartition observée sur le tableau 18 est conforme au hasard. Pour mieux mettre en évidence les écarts entre la répartition observée et la répartition théorique nous avons déterminé le signe de la différence O-T (Nombre observé-Nombre théorique). Ces signes figurent sur le tableau 19.

TABLEAU 18

Nombre de bourgeons débourrés et non débourrés en fonction de leur position sur le sarment
(*Prélèvement du* 6 *août* 1958)

	Premier tiers	Deuxième tiers	Troisième tiers
Bourgeons non débourrés	15	8	3
Bourgeons débourrés	10	17	15

TABLEAU 19

Signe de la différence 0 — T (*Nombre observé — Nombre théorique*)
(*Prélèvement du* 6 *août* 1958)

	Premier tiers	Deuxième tiers	Troisième tiers
Bourgeons non débourrés	+	—	—
Bourgeons débourrés	—	+	+

Nous voyons ainsi que, dans le premier tiers du sarment, le nombre de bourgeons non débourrés est supérieur et celui des bourgeons débourrés inférieur aux valeurs théoriques qu'ils auraient si la répartition était le seul fait du hasard. De même pour les 2^e^ et 3^e^ tiers, il y a plus de bourgeons débourrés et moins de bourgeons non débourrés. Il s'ensuit donc que, statistiquement, les bourgeons non débourrés sont beaucoup plus nombreux à la base des sarments. Nous avons ainsi une preuve que l'entrée en dormance se produit en premier lieu dans les bourgeons du tiers inférieur des sarments. Progressivement les bourgeons de rang plus élevé (2e puis 3e tiers) entrent à leur tour en dormance comme le montrent les pourcentages de débourrement établis 40 jours après la plantation pour les prélèvements du 21 août et du 3 septembre 1958 (Tableau 20).

A partir du 21 août, l'entrée en dormance est totale pour les bourgeons du premier tiers et partielle pour ceux des deux tiers supérieurs. Au prélèvement suivant

(3 septembre) seuls quelques bourgeons du sommet du sarment sont encore capables de débourrer avant leur entrée en dormance. Le 17 septembre tous les bourgeons sont dormants.

TABLEAU 20

Pourcentages de débourrement après un mois en fonction de la position des bourgeons sur le sarment

Date de prélèvement	Premier tiers	Deuxième tiers	Troisième tiers
21 août 1958	0	6	60
3 septembre 1958	0	0	25

Ainsi, l'établissement de la dormance sur le sarment est acropète et, bien que progressif dans le temps, il a une durée relativement courte, de l'ordre de 2 à 3 semaines. L'entrée en dormance est en fait un phénomène relativement rapide à la fois pour le sarment et pour la plante prise dans son ensemble.

II. — Relation entre l'entrée en dormance et l'aoûtement

Le phénomène de l'aoûtement des sarments comporte un double aspect physiologique et morphologique. Seul l'aspect morphologique retiendra ici notre attention. Au moment où commencent à se produire les variations du métabolisme conditionnant l'aoûtement, le sarment est le siège de modifications morphologiques externes qui portent essentiellement sur la coloration de l'écorce. La couleur du sarment, verte jusqu'alors, vire progressivement au jaune puis au brun, par suite de l'entrée en activité de l'assise subéro-phellodermique qui forme extérieurement une couche liégeuse brune. Cette apparition du liège, qui commence toujours par la base des sarments et progresse ensuite vers le sommet, constitue le meilleur test visible extérieurement du début de l'aoûtement. Nous avons pensé que l'entrée en dormance des bourgeons latents n'était peut-être pas sans rapport avec ce phénomène. En vue d'établir une relation éventuelle, nous avons réparti les bourgeons prélevés le 6 août 1958 en deux groupes (débourrés et non débourrés), eux-mêmes subdivisés en aoûtés et non aoûtés (Tableau 21). La répartition en aoûtés et non aoûtés est basée sur la coloration des boutures portant les bourgeons.

TABLEAU 21

Nombre de bourgeons débourrés en fonction de l'état d'aoûtement des boutures

(*Prélèvement du* 6 *août* 1958)

	Boutures aoûtées	Boutures non aoûtées
Bourgeons débourrés	7	41
Bourgeons non débourrés	11	7

Effectué comme précédemment, le calcul du χ^2 d'homogénéité indique que cette distribution ne peut pas être attribuée au hasard. En effet le χ^2 est égal à 14, 16 ce qui correspond à une probabilité inférieure à 0,01. Sur le tableau 22 nous avons figuré les différences O-T (Nombre observé-Nombre théorique).

TABLEAU 22

Signe de la différence 0 — *T* (*Nombre observé — Nombre théorique*)

(*Prélèvement du* 6 *août* 1958)

	Boutures aoûtées	Boutures non aoûtées
Bourgeons débourrés	—	+
Bourgeons non débourrés	+	—

Il y apparaît très nettement que le nombre observé de bourgeons non débourrés dans la classe boutures aoûtées est supérieur à celui donné par une distribution au hasard. On est donc en droit d'affirmer qu'il existe une relation entre l'entrée en dormance des bourgeons et l'aoûtement des boutures.

En 1959 nous avons confirmé ce résultat par de nouvelles observations, que nous avons reportées sur le tableau 23.

TABLEAU 23

Nombre de bourgeons débourrés en fonction de l'état d'aoûtement des boutures

(*Prélèvement du* 17 *août* 1959)

	Boutures aoûtées	Boutures non aoûtées
Bourgeons débourrés	6	18
Bourgeons non débourrés	42	3

Le χ^2 d'homogénéité est égal à 34,7 ($P < 0{,}01$), donc très largement significatif. La distribution, ici encore, n'est pas le fait du hasard. Les boutures aoûtées portent des bourgeons dormants et les boutures non aoûtées des bourgeons qui sont encore capables de débourrer.

Cette relation entre l'entrée en dormance des bourgeons et le changement de coloration des boutures qui les portent est un fait digne d'être noté. On dispose ainsi, grâce à cette corrélation, d'un critère simple et suffisamment précis pour déterminer l'entrée en dormance d'un bourgeon. D'un point de vue physiologique, il est important de constater la concomitance de 3 phénomènes, l'arrêt de croissance des sarments, le début de l'aoûtement et l'entrée en dormance des bourgeons latents.

III. — Relation entre la position des bourgeons sur le sarment et l'intensité de la dormance.

De nombreux auteurs, et en particulier Huglin (1958) pour la Vigne, ont signalé que la dormance des bourgeons de la base était beaucoup plus intense que celle des bourgeons du sommet des rameaux. Ces observations ont toutes été faites sur des plantes en place et basées exclusivement sur le fait que le débourrement des bourgeons des extrémités se produit plus tôt dans le temps que celui des bourgeons de la base. Ce critère d'intensité de la dormance fondé sur la date de débourrement n'est pas suffisant à notre avis, car il ne tient aucun compte des corrélations entre bourgeons existant sur une plante en place. L'observation des durées individuelles de débourrement des bourgeons isolés, donne une idée beaucoup plus exacte de l'intensité relative de la dormance. Pour mettre en évidence un gradient d'intensité de dormance sur un sarment, nous avons cherché s'il existait une relation entre la durée individuelle de débourrement et le rang des bourgeons. Pour chaque sarment nous avons donc calculé le coefficient de régression de la durée de débourrement sur le rang des bourgeons. Si ce coefficient est significatif, il existe une relation entre les 2 variables. S'il n'est pas significatif, il n'existe aucune relation et l'on peut considérer que le débourrement se produit au hasard, indépendamment de la position des bourgeons sur le sarment. Dans ce cas nous considérons que l'intensité de la dormance est la même dans tous les bourgeons.

Ces calculs portent uniquement sur des sarments dont la totalité des bourgeons a débourré, c'est-à-dire sur des sarments prélevés pendant les phases de post-dor-

TABLEAU 24

Coefficients de régression des durées individuelles de débourrement sur le rang des bourgeons

(*Cycle végétatif* 1958-1959)

Dates de Prélèvement	Numéro du sarment	Nombre de bourgeons	Coefficient de régression	Signification
28-11-1958	1	13	+ 0,747	0,15 < P < 0,10 — NS
	2	14	— 0,507	0,10 < P < 0,20 — NS
	3	14	+ 0,141	0,50 < P < 0,70 — NS
	4	13	+ 0,066	0,30 < P < 0,50 — NS
	5	12	— 0,197	0,50 < P < 0,70 — NS
26-12-1958	1	10	— 0,134	0,70 < P < 0,80 — NS
	2	11	— 0,409	0,30 < P < 0,50 — NS
	3	11	— 0,064	0,70 < P < 0,80 — NS
	4	12	+ 0,051	0,50 < P < 0,70 — NS
	5	13	+ 0,253	0,05 < P < 0,10 — NS
23-1-1959	1	14	— 0,476	P = 0,10 — NS
	2	14	— 0,286	0,02 < P < 0,05 — S
	3	10	+ 0,085	0,50 < P < 0,70 — NS
	4	13	+ 0,154	0,30 < P < 0,50 — NS
	5	14	+ 0,154	0,30 < P < 0,50 — NS
20-2-1959	1	14	— 0,255	0,10 < P < 0,20 — NS
	2	13	— 0,154	0,50 < P < 0,70 — NS
	3	13	+ 0,192	0,10 < P < 0,20 — NS
	4	15	— 0,525	0,02 < P < 0,05 — S
	5	17	+ 0,002	0,90 < P — NS

mance et de pré-débourrement, au cours desquelles le débourrement est régulier et homogène (écart-type faible). Nous n'avons pas considéré la phase de dormance car, pendant cette phase, le débourrement est hétérogène quel que soit le rang des bourgeons. Les résultats enregistrés pendant les cycles 1958-1959 et 1959-1960 sont consignés respectivement dans les tableaux 24 et 25.

TABLEAU 25

Coefficients de régression des durées individuelles de débourrement sur le rang des bourgeons

(*Cycle végétatif* 1959-1960)

Dates de Prélèvement	Numéro du sarment	Nombre de bourgeons	Coefficient de régression	Signification
16-11-1959	1	10	— 0,122	0,70 < P < 0,80 — NS
	2	11	— 0,427	0,05 < P < 0,10 — NS
	3	12	— 0,567	0,02 < P < 0,05 — S
	4	9	+ 0,183	0,80 < P < 0,90 — NS
	5	11	— 0,609	0,10 < P < 0,20 — NS
15-12-1959	1	9	— 0,333	0,10 < P < 0,20 — NS
	2	11	— 0,209	0,10 < P < 0,20 — NS
	3	9	— 0,317	0,30 < P < 0,50 — NS
	4	11	— 0,573	P < 0,001 — S
	5	10	— 0,610	0,01 < P < 0,05 — S
15-1-1960	1	10	— 0,378	0,50 < P < 0,70 — NS
	2	11	+ 0,173	0,70 < P < 0,80 — NS
	3	9	— 0,667	0,001 < P < 0,01 — S
	4	14	— 0,295	0,02 < P < 0,05 — S
	5	11	— 0,464	0,05 < P < 0,10 — NS
15-2-1960	1	12	— 0,318	0,30 < P < 0,50 — NS
	2	11	— 0,345	0,30 < P < 0,50 — NS
	3	10	+ 0,024	0,90 < P — NS
	4	10	+ 0,171	0,50 < P < 0,70 — NS
	5	10	— 0,768	0,20 < P < 0,30 — NS
1-3-1960	1	11	— 0,055	0,80 < P < 0,90 — NS
	2	12	0	0,90 < P — NS
	3	8	— 0,024	0,90 < P — NS
	4	10	— 0,220	0,30 < P < 0,50 — NS
	5	11	— 0,255	0,50 < P < 0,70 — NS

Il apparaît, au vu des résultats des cycles 1958-1959 et 1959-1960, que le nombre de sarments pour lesquels le coefficient de régression est significatif est très faible (2 sur 20 pour le 1er cycle, 4 sur 25 pour le second). Encore convient-t-il de remarquer que ces coefficients sont à la limite de la signification. Ainsi il ne semble y avoir aucune relation entre les durées individuelles de débourrement et le rang des bourgeons. Tout se passe comme si le débourrement se produisait au hasard sur le sarment. Il s'ensuit donc, si l'on admet que la durée de débourrement constitue un test de l'intensité de l'état de dormance, que tous les bourgeons d'un même sarment sont également dormants et qu'il n'existe entre eux aucun gradient d'intensité de dormance pendant la phase de post-dormance et de pré-débourrement. C'est en nous basant sur cette conclusion que nous avons, à partir du cycle 1960-1961, constitué le lot Témoin de chaque prélèvement avec les bourgeons prélevés au hasard dans un mélange de bourgeons de rang 1 à 10. Cet échantillonnage nous a paru suffisant pour caractériser l'état de dormance des bourgeons latents à un stade donné.

IV. — Conclusion

Dans ce chapitre nous avons dégagé de l'ensemble de nos observations les conclusions suivantes :

1) L'entrée en dormance commence par la base du sarment et se poursuit progressivement vers le sommet. Une durée de 2 à 3 semaines sépare l'apparition de la dormance à la base et à l'extrémité supérieure. C'est un phénomène relativement rapide pour le sarment individuel et pour tous les sarments de la plante.

2) L'entrée en dormance des bourgeons coïncide avec le début de l'aoûtement c'est-à-dire avec le virage au jaune puis au brun de la couleur verte des sarments. Ces deux phénomènes surviennent d'autre part en même temps que se produit l'arrêt de croissance des sarments.

3) Il n'existe pas sur le sarment de gradient d'intensité de dormance pendant les phases de post-dormance et de pré-débourrement, car le débourrement se produit indépendamment de l'ordre des bourgeons sur le sarment.

DEUXIÈME PARTIE

ACTION DES AGENTS PHYSIQUES ET CHIMIQUES SUR LA DORMANCE DES BOURGEONS LATENTS

On connaît depuis longtemps le rôle efficace sur la suppression de la dormance de divers agents de nature physique ou chimique. De nombreuses études ont été consacrées, comme nous l'avons montré plus haut, à la recherche de nouveaux agents. Cependant, aucune étude systématique portant sur le mode ou le mécanisme d'action de ces différents facteurs n'a été entreprise jusqu'à maintenant. Il nous a paru utile d'aborder cet important problème en utilisant les bourgeons latents de la Vigne, matériel végétal qui se prête très facilement à ce genre d'étude analytique. La connaissance du cycle végétatif des bourgeons, tel que nous l'avons défini dans la première partie de ce mémoire, nous sera très précieuse pour l'interprétation des résultats acquis. Nos recherches ont porté d'une part, sur l'action des agents physiques, d'autre part, sur l'action des agents chimiques. Nous les exposerons dans les deux chapitres suivants.

CHAPITRE PREMIER

ACTION DES AGENTS PHYSIQUES

L'étude de l'action des agents physiques revêt une grande importance car ce sont ces mêmes agents qui sont responsables de la suppression de la dormance dans les conditions naturelles. Le rôle des températures basses dans la levée de dormance est bien établi pour l'ensemble des végétaux qui sont le siège d'une dormance. Celui des températures élevées a été mis en évidence pour certaines plantes, en même temps d'ailleurs que celui de l'anaérobiose (bain chaud).

L'influence de la dessiccation a été soupçonnée à maintes reprises, sinon complètement démontrée. Les données que nous possédons sur l'action de ces différents facteurs sont, en fait, très fragmentaires. Il nous a paru utile d'entreprendre une étude générale sur le mécanisme de l'action de ces agents physiques en les faisant agir depuis le début de la phase de dormance jusqu'au moment du débourrement dans les conditions extérieures. De cette façon, il est possible de déterminer l'intensité de l'action de chaque facteur à divers stades de dormance, et par suite, la variation éventuelle de cette action en fonction de l'état physiologique des bourgeons. Cette étude dynamique doit permettre, sinon de définir complètement le mécanisme de l'action des agents physiques, du moins de progresser un peu dans sa connaissance.

Parmi les facteurs étudiés figurent : la température, la dessiccation, les conditions d'aérobiose et d'anaérobiose. A l'énoncé de ces différents agents on constate qu'il est impossible de faire une étude analytique portant sur un seul facteur à la fois. En effet, on ne peut soumettre des bourgeons à différentes températures sans faire intervenir en même temps les facteurs « dessiccation » et « conditions de vie » (aérobiose et anaérobiose).

Quand l'un des facteurs varie alors que les deux autres restent constants, c'est l'interaction des trois qui est déterminée pour chaque valeur de la variable. Le nombre des combinaisons théoriques pouvant augmenter à l'infini si l'on multiplie les variables pour chaque facteur, nous avons été contraint de limiter l'expérimentation. Ainsi, dans la première partie de ce chapitre, nous étudierons l'évolution, au cours du cycle végétatif, de l'action de la dessiccation et des conditions de vie (aérobiose et anaérobiose) à deux températures différentes (0 et 30° C). La deuxième partie sera consacrée à l'établissement d'une loi d'action de la température en aérobiose et en anaérobiose.

I. — Evolution, au cours du cycle végétatif, de l'action de la dessiccation et des conditions de vie (aérobiose et anaérobiose) à deux températures (0° et 30° C).

Pour mettre en évidence le rôle de la dessiccation et des conditions de vie (aérobiose et anaérobiose) nous avons choisi deux températures, l'une basse (0° C), l'autre assez élevée (30° C). Le facteur anaérobiose a été seulement introduit pour la température de 30° C.

Nous envisagerons d'abord les traitements effectués à 0° C, puis ceux effectués à 30° C.

A. — Traitements effectués a la température de 0° C

1) *Méthode expérimentale*

Les expériences réalisées ont porté sur deux cycles végétatifs (1959-1960 et 1960-1961).

Les boutures à un bourgeon sont prélevées tous les mois sur des sarments récoltés en plein champ. Seuls les premiers bourgeons à partir de la base sont retenus, pour les raisons que nous avons données plus haut. Deux lots de 50 boutures sont constitués par un prélèvement effectué au hasard dans la masse des boutures récoltées.

Le premier lot est enfermé dans une enveloppe en matière plastique (polyéthylène) de faible épaisseur (30 microns), qui permet des échanges gazeux tout en évitant la déshydratation des tissus. Ce lot sera désigné par le sigle A P (Avec Polyéthylène). Le second lot n'est pas enveloppé et se trouve par suite exposé à la dessiccation dans l'atmosphère de l'enceinte froide. Ce lot sera désigné par le sigle SP (Sans Polyéthylène).

Les deux lots sont pesés avant et après le traitement de manière à déterminer la perte en eau subie. Pour chacun, on calcule ainsi la quantité d'eau perdue, exprimée en pourcentage de la matière fraîche initiale. Ainsi est déterminé le pourcentage de dessiccation.

Pour chaque date de prélèvement on prépare ainsi 3 séries de lots AP, correspondant chacune à une durée de 1, 2 et 3 semaines de séjour. Toutefois, pour les lots SP nous n'avons adopté qu'une durée d'une semaine, un séjour plus long entraînant la mort des bourgeons par excès de dessiccation. Tous ces lots sont placés ensuite dans une enceinte à 0° C.

A la fin de chaque durée de traitement, les boutures à un bourgeon sont plantées à la température de 20° C, dans les conditions définies dans la première partie. Les dates de débourrement sont notées, ce qui permet de calculer la DD 50 de chaque lot.

Pour apprécier l'efficacité du traitement sur la levée de dormance, il convient de comparer les DD 50 des lots traités aux DD 50 du Témoin. Le choix de ce Témoin pose un problème car il faut tenir compte du fait que le traitement a une durée variable (1, 2, 3, semaines). Nous avons, pour l'ensemble des lots, calculé les DD 50 en prenant pour origine le jour de la plantation, c'est-à-dire le jour de la fin du traitement. Ces DD 50 sont comparées à la DD 50 du lot Témoin planté le jour du prélèvement. On établit ainsi les écarts des DD 50 (DD 50 du lot Témoin-DD 50 du lot traité) comme il a été défini dans la première partie.

2) *Résultats des observations effectuées au cours du cycle végétatif* 1959-1960

Au cours du cycle végétatif 1959-1960, 6 prélèvements mensuels ont été pratiqués à partir du 1er octobre. Nous avons représenté sur le tableau 26, pour chaque prélèvement, les valeurs des DD 50 des lots Témoins et traités, les valeurs des écarts des DD 50 (Témoin-traité), les valeurs des écarts des DD 50 (lot AP-lot SP), et enfin les pourcentages de dessiccation des boutures pendant le traitement.

TABLEAU 26

Valeur des DD 50 et des écarts des DD 50 (en jours) pour les traitements à 0° C effectués au cours du cycle végétatif 1959-1960

Date de Prélèvement	Traitement	DD 50	Ecarts des DD 50 Témoin-traité	Ecarts des DD 50 AP — SP	Pourcentage de dessiccation
1-X-1959	Témoin	90			
	AP 1 semaine	70	+ 20	+ 34	1,3
	AP 2 —	32	+ 58		0,6
	AP 3 —	33	+ 57		1,2
	SP : 1 semaine	36	+ 54		13,0
2-XI-1959	Témoin	62			
	AP 1 semaine	32	+ 30	+ 5	0,3
	AP 2 —	27	+ 35		0,8
	AP 3 —	25	+ 37		1,2
	SP : 1 semaine	27	+ 35		16,9
1-XII-1959	Témoin	33			
	AP 1 semaine	43	— 10	+ 10	0,3
	AP 2 —	37	— 4		0,6
	AP 3 —	37	— 4		0,7
	SP : 1 semaine	33	0		13,7
4-I-1960	Témoin	26			
	AP 1 semaine	19	+ 7	0	1,0
	AP 2 —	17	+ 9		1,3
	AP 3 —	—	—		
	SP : 1 semaine	19	+ 7		16,2
1-II-1960	Témoin	27			
	AP 1 semaine	23	+ 4	— 2	0,8
	AP 2 —	21	+ 6		0,8
	AP 3 —	18	+ 9		0,8
	SP : 1 semaine	25	+ 2		14,6
1-III-1960	Témoin	12			
	AP 1 semaine	12	0	0	1,2
	AP 2 —	10	+ 2		2,8
	AP 3 —	12	0		3,0
	SP : 1 semaine	12	0		16,8

Nous examinerons d'abord les effets du traitement AP, puis ceux du traitement SP, et enfin nous comparerons les effets de ces deux traitements.

a) *Effets du traitement AP (sans dessiccation).*

Nous constatons en premier lieu que le traitement AP (avec enveloppe en polyéthylène) n'entraîne pratiquement aucune dessiccation des tissus. Le pourcentage de dessiccation, dont la moyenne oscille autour de 1 ne dépasse jamais 3. Il convient d'autre part d'ajouter que la diminution de poids ainsi enregistrée n'est pas imputable seulement à une perte en eau, mais aussi à une perte de substrats de nature glucidique, utilisés pour les phénomènes respiratoires. Cette réserve étant faite, on peut admettre qu'au cours du traitement les tissus ont été soumis à l'action de la température de 0° C sans subir de dessiccation notable.

Nous avons représenté sur la figure 20 les variations des écarts des DD 50 (Témoin-AP) en fonction de la durée du traitement et des dates de prélèvement.

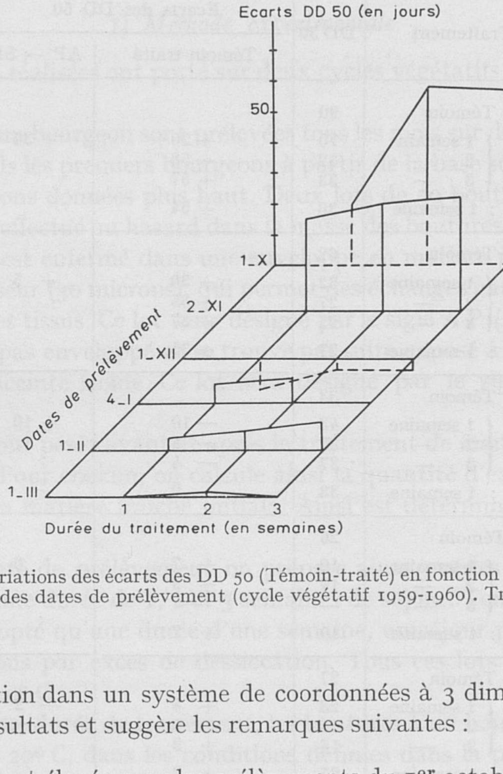


FIG. 20. — Variations des écarts des DD 50 (Témoin-traité) en fonction de la durée du traitement à 0° C et des dates de prélèvement (cycle végétatif 1959-1960). Traitement AP (sans dessiccation).

Cette représentation dans un système de coordonnées à 3 dimensions facilite l'interprétation des résultats et suggère les remarques suivantes :

1) Les écarts sont élevés pour les prélèvements du 1er octobre et du 2 novembre, effectués pendant la phase de dormance, et s'accroissent sensiblement avec la durée du séjour à 0° C. Le traitement a donc agi en provoquant un débourrement plus précoce que chez le Témoin. Il y a donc levée de dormance. Toutefois, cette levée de dormance a été très incomplète pour le traitement d'une semaine puisque, dans ce cas, la DD 50 est de 70 jours pour le prélèvement du 1er octobre.

2) Pour le prélèvement du 1er décembre l'écart est négatif. Le traitement semble avoir ralenti le débourrement, mais les écarts sont trop faibles pour être significatifs.

3) Pour les prélèvements suivants, l'écart devient positif, tout en restant très faible, et tend vers 0 pour le prélèvement du 1er mars.

En conclusion, *la température de 0° C, en l'absence de dessiccation, a supprimé la dormance de bourgeons prélevés pendant la phase de dormance,* et n'a pas modifié de manière sensible la durée de débourrement de ceux qui ont été prélevés pendant les phases de post-dormance et pré-débourrement.

b) *Effets du traitement SP (avec dessiccation).*

Une expérimentation préalable nous a montré qu'un séjour égal ou supérieur à 2 semaines à la température de 0° C sans enveloppe de polyéthylène conduisait à une dessiccation trop forte, responsable de la mort des tissus. Ce seuil de mortalité paraît correspondre à un pourcentage de dessiccation compris entre 20 et 25 %. Après une semaine de séjour à 0° C, les tissus accusent une perte de poids variant de 13 à 17 %.

Le tableau 26 montre que les lots soumis à un traitement d'une durée d'une semaine à 0° C, avec dessiccation, sont caractérisés par un écart des DD 50 (Témoin-SP) très élevé pour les prélèvements du 1er octobre et du 2 novembre. Le traitement a donc contribué à la suppression partielle ou totale de la dormance. Pour les prélèvements suivants, les différences entre le lot Témoin et le lot traité ne sont pas significatives : le traitement peut être considéré comme indifférent.

En somme, *le séjour d'une semaine à 0° C avec dessiccation a produit un effet de levée de dormance sur les bourgeons prélevés pendant la phase de dormance.*

c) *Comparaison des traitements AP (sans dessiccation) et SP (avec dessiccation).*

Si les effets des deux traitements AP et SP sont les mêmes qualitativement, il importe toutefois de les comparer sur le plan quantitatif. Pour ce faire, nous avons calculé la différence des DD 50 des deux traitements (AP-SP) (tableau 26). Si le signe de cette différence est positif, le traitement SP est plus efficace pour lever la dormance. S'il est négatif, c'est l'inverse.

Pour le prélèvement du 1er octobre, l'écart des DD 50 (AP-SP) est égal à + 34 jours. Il n'est que de + 5 jours pour celui du 2 novembre, et devient ensuite nul ou légèrement négatif. Donc, *pendant la phase de dormance, le traitement d'une semaine à 0° C avec dessiccation a été plus efficace pour lever la dormance que celui sans dessiccation.* Cette différence d'intensité d'action doit être attribuée exclusivement au facteur dessiccation.

3) *Résultats des observations effectuées au cours du cycle végétatif* 1960-1961

Durant le cycle 1960-1961, nous avons fait six prélèvements mensuels compris entre le 14 septembre et le 15 février. Les résultats enregistrés sont reportés sur le tableau 27.

Comme pour le cycle végétatif précédent, nous étudierons les effets du traitement AP et du traitement SP avant de les comparer entre eux.

TABLEAU 27

Valeurs des DD 50 et des écarts des DD 50 (en jours) pour les traitements à 0° C effectués au cours du cycle végétatif 1960-1961

Date de Prélèvement	Traitement	DD 50	Ecarts des DD 50 Témoin-traité	Ecarts des DD 50 AP — SP	Pourcentage de dessiccation
14-IX-1960	Témoin	167			
	AP 1 semaine	—	—		
	AP 2 —		—		
	AP 3 —	84	+ 83		1,1
	SP : 1 semaine	40	+ 127		17,4
17-X-1960	Témoin	67			
	AP 1 semaine	38	+ 29	+ 3	1,3
	AP 2 —	33	+ 34		0,6
	AP 3 —	32	+ 35		1,8
	SP : 1 semaine	35	+ 32		14,4
15-XI-1960	Témoin	32			
	AP 1 semaine	24	+ 8	+ 4	0,5
	AP 2 —	23	+ 9		1,0
	AP 3 —	22	+ 10		1,3
	SP : 1 semaine	20	+ 12		19,2
15-XII-1960	Témoin	25			
	AP 1 semaine	20	+ 5	+ 1	1,0
	AP 2 —	16	+ 9		1,3
	AP 3 —	16	+ 9		1,4
	SP : 1 semaine	19	+ 6		15,8
16-I-1961	Témoin	22			
	AP 1 semaine	15	+ 7	0	1,3
	AP 2 —	15	+ 7		1,4
	AP 3 —	14	+ 8		1,6
	SP : 1 semaine	15	+ 7		17,3
16-II-1961	Témoin	15			
	AP 1 semaine	11	+ 4	— 8	0,4
	AP 2 —	17	— 2		0,6
	AP 3 —	11	+ 4		0,9
	SP : 1 semaine	19	— 4		18,3

a) *Effets du traitement AP (sans dessiccation).*

La figure 21 représente les variations des écarts des DD 50 (Témoin-AP) en fonction de la durée du traitement et des dates de prélèvement.

Après l'examen de cette figure, nous pouvons faire les remarques suivantes :

1) Pour le prélèvement du 14 septembre, seul un traitement d'une durée de 3 semaines est susceptible d'avancer le débourrement. Cette avance ne peut toutefois être considérée comme une levée de dormance car la DD 50 est trop élevée (84 jours). Des traitements de durée plus courte (1 et 2 semaines) ne sont pas suffisants pour faire débourrer les bourgeons prélevés à ce stade de dormance.

2) Au prélèvement du 17 octobre, effectué à la fin de la phase de dormance, les

traitements de 1, 2 et 3 semaines sont efficaces et entraînent une avance importante du débourrement.

3) L'efficacité du traitement s'atténue pour les prélèvements suivants et les écarts des DD 50 enregistrés sont toujours très faibles.

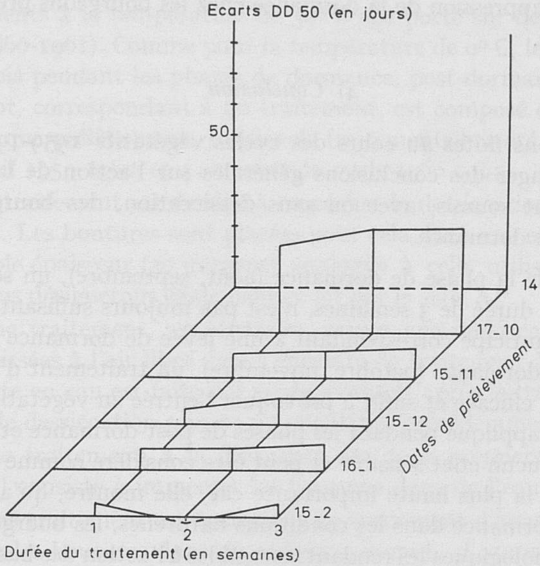


FIG. 21. — Variations des écarts des DD 50 (Témoin-traité) en fonction de la durée du traitement à 0° C et des dates de prélèvement (cycle végétatif 1960-1961). Traitement AP (sans dessiccation).

En somme, nous retrouvons les mêmes conclusions que pour le cycle 1959-1960. Ici encore, le traitement à 0° C sans dessiccation détermine une levée de dormance des bourgeons prélevés pendant la phase de dormance, et ne provoque qu'une très faible modification de la durée de débourrement des bourgeons prélevés au cours des phases de post-dormance et de pré-débourrement.

b) *Effets du traitement SP* (*avec dessiccation*).

Le tableau 27 nous montre que, pour les prélèvements du 14 septembre et du 17 octobre, un traitement d'une durée d'une semaine avec dessiccation est suffisant pour supprimer complètement la dormance.

Pour les prélèvements suivants, le traitement subi influe peu et de manière non significative sur la durée de débourrement.

Nous aboutissons donc aux mêmes conclusions que celles dégagées au cours du cycle 1959-1960.

c) *Comparaison des traitements AP* (*sans dessiccation*) *et SP* (*avec dessiccation*).

La comparaison que nous pouvons établir ici est très intéressante. En effet, pour le prélèvement du 14 septembre, la levée de dormance a été réalisée seulement après un traitement d'une semaine avec dessiccation. Le traitement sans dessiccation n'a pro-

duit dans ce cas aucun effet. Pour le prélèvement suivant, effectué à la fin de la phase de dormance, les deux traitements ont un effet analogue, l'écart des DD 50 (AP-SP) atteignant une valeur non significative (3 jours). Il en est de même pour les prélèvements suivants, opérés au cours des phases de post-dormance et de pré-débourrement.

Il ressort donc de ces différentes observations que le facteur dessiccation est responsable de la suppression de la dormance chez les bourgeons prélevés pendant la phase de dormance.

4) *Conclusion*

Les observations faites au cours des cycles végétatifs 1959-1960 et 1960-1961 permettent de dégager des conclusions générales sur l'action de la température de 0° C à laquelle sont soumis, avec ou sans dessiccation, des bourgeons prélevés à différents stades de dormance.

1) Au début de la phase de dormance (août, septembre), un séjour à 0° C sans dessiccation, d'une durée de 3 semaines, n'est pas toujours suffisant pour déterminer un débourrement anticipé correspondant à une levée de dormance effective. Vers la fin de la phase de dormance (octobre, novembre), un traitement d'une durée de 1 à 3 semaines devient efficace et suffit à provoquer l'entrée en végétation des bourgeons. Un tel traitement, appliqué pendant les phases de post-dormance et de pré-débourrement, ne produit aucun effet sensible et peut être considéré comme indifférent. Cette observation est de la plus haute importance car elle montre, qu'après le passage à la phase de post-dormance dans les conditions naturelles, les bourgeons ont subi des modifications physiologiques les rendant insensibles à l'action des basses températures. Les observations faites sur le débourrement des bourgeons témoins et rapportées dans la première partie sont confirmées pleinement, puisque le début de la phase de post-dormance correspond à un changement important dans la réaction des bourgeons à la température de 0° C.

2) Le traitement avec dessiccation s'est toujours montré plus efficace que le traitement sans dessiccation pour provoquer le débourrement anticipé des bourgeons prélevés pendant la phase de dormance. La réaction des bourgeons prélevés pendant les phases de post-dormance et de pré-débourrement paraît indépendante du facteur dessiccation.

Donc, *l'effet de la dessiccation semble renforcer celui de la température de 0° C pour supprimer la dormance.* A l'action directe de la température s'ajoute l'action indirecte de la dessiccation. Cette notion est du plus haut intérêt car elle peut permettre d'envisager de cette manière l'action du froid dans les conditions naturelles. Dans la nature en effet, les organes des végétaux sont placés dans des conditions qui rendent possible la dessiccation. L'importance de cette dessiccation au niveau des organes dormants est évidemment difficile à apprécier. Toutefois, il est certain qu'elle est réelle sous certains climats où le degré hygrométrique de l'air est maintenu à un niveau assez bas par suite notamment de l'action du vent. Dans de telles conditions, on peut envisager que les effets du froid, auxquels on attribue habituellement la levée de dormance des bourgeons sont, en fait, la résultante de l'action directe des basses températures et de leur action indirecte par la dessiccation qu'elles entraînent. Une telle hypothèse peut être raisonnablement envisagée à la lumière des observations expérimentales qui viennent d'être exposées.

B. — Traitements effectués a la température de 30° C

1) *Méthode expérimentale*

Les traitements à la température de 30° C ont porté sur deux cycles végétatifs (1959-1960 et 1960-1961). Comme pour la température de 0° C, les prélèvements sont faits tous les mois pendant les phases de dormance, post-dormance et pré-débourrement. Chaque lot, correspondant à un traitement, est composé de 50 boutures à un bourgeon. A chaque prélèvement, 3 séries de traitements ont été appliquées au cours du cycle végétatif 1959-1960, et 4 au cours du cycle 1960-1961.

Le premier traitement est destiné à empêcher la dessiccation des tissus pendant le séjour à 30° C. Les boutures sont placées pour cela dans une enveloppe en matière plastique de faible épaisseur (30 microns) analogue à celle utilisée pour la température de 0° C. Nous désignerons également ce lot par le sigle AP.

Le deuxième traitement, au contraire, assure une dessiccation des tissus. Les boutures sont laissées à l'air libre dans l'enceinte de traitement à 30° C. La détermination de la perte en eau est faite par pesée avant et après le traitement. On calcule le pourcentage de dessiccation comme il a été défini précédemment.

Le troisième traitement, à la différence des deux premiers, est un traitement d'anaérobiose. Il consiste à immerger les boutures dans de l'eau maintenue à 30° C.

Le quatrième traitement est également un traitement d'anaérobiose. Il est réalisé en disposant les boutures dans un récipient rempli d'azote. Un tel traitement n'a été effectué qu'au cours du cycle 1960-1961.

La durée du séjour à la température de 30° C varie de 16 à 168 heures (en principe 16, 24, 48, 72, 96, 120, 144, 168 heures). A chaque prélèvement ne figurent pas toutes ces durées. De plus, pour des raisons d'ordre pratique, certaines ne correspondent pas aux durées théoriques que nous venons de définir. Pour les lots SP, les durées sont inférieures à 72 heures car, au delà de cette durée de séjour, le pourcentage de dessiccation dépasse le seuil de mortalité compris entre 20 et 25 %. A la fin de chaque traitement les boutures sont plantées à la température de 20° C, dans les conditions définies plus haut. La durée de débourrement à 50 % (DD 50) est déterminée pour chaque lot, et les écarts des DD 50 (DD 50 du lot Témoin-DD 50 du lot traité) sont calculés comme il a été défini dans la première partie. Conventionnellement la DD 50 du lot Témoin est celle du lot planté le jour du prélèvement.

2) *Résultats des observations effectuées au cours du cycle végétatif* 1959-1960

Durant le cycle 1959-1960, six prélèvements mensuels ont été pratiqués depuis le 1er octobre jusqu'au 1er mars. Sur le tableau 28 figurent pour chaque prélèvement les valeurs des DD 50 des lots Témoin et traités (AP, SP, Eau), les valeurs des écarts des DD 50 (Témoin-traité ; AP-SP), et les pourcentages de dessiccation enregistrés pendant le traitement.

Nous allons envisager successivement les effets du traitement AP, du traitement SP, du traitement Eau, et comparer entre eux leurs effets sur les bourgeons.

TABLEAU 28

Valeurs des DD 50 et des écarts des DD 50 (en jours) pour les traitements à 30° C effectués au cours du cycle végétatif 1959-1960

Date de Prélèvement	Traitement	DD 50	Ecarts des DD 50 Témoin-traité	Ecarts des DD 50 AP - SP	Pourcentage de dessiccation
1-X-1959	Témoin	90			
	AP 36 heures	124	— 34	+ 84	1,2
	AP 84 —	127	— 37		1,5
	AP 108 —	127	— 37		1,6
	AP 132 —	24	+ 66		1,8
	SP : 36 heures	40	+ 50		14,2
2-XI-1959	Témoin	62			
	AP 16 heures	95	— 33		0,3
	AP 24 —	84	— 22		0,3
	AP 48 —	98	— 36		0,6
	AP 72 —	—	—		—
	AP 96 —	85	— 23		1,0
	AP 114 —	84	— 22		1,2
	AP 162 —	50	+ 12		1,3
	SP 16 heures	94	— 32	+ 1	8
	SP 24 —	84	— 22	0	11,4
	SP 48 —	44	+ 18	+ 54	18,0
	SP 72 —	48	+ 14		24,0
	Eau 16 heures	81	— 19		
	Eau 24 —	100	— 38		
	Eau 48 —	63	— 1		
	Eau 72 —	27	+ 35		
	Eau 96 —	27	+ 35		
	Eau 114 —	29	+ 33		
	Eau 162 —	34	+ 28		
1-XII-1959	Témoin	33			
	AP 16 heures	33	0		0,3
	AP 24 —	33	0		0,7
	AP 48 —	29	+ 4		1,1
	AP 72 —	30	+ 3		1,5
	AP 90 —	29	+ 4		1,2
	AP 138 —	27	+ 6		1,5
	AP 162 —	28	+ 5		2,3
	SP 16 heures	39	— 6	— 6	7,7
	SP 24 —	39	— 6	— 6	9,9
	SP 48 —	34	— 1	— 5	18,6
	SP 72 —	52	— 19	— 22	24,8
	Eau 16 heures	31	+ 2		
	Eau 24 —	30	+ 3		
	Eau 48 —	26	+ 7		
	Eau 72 —	30	+ 3		
	Eau 90 —	24	+ 9		
	Eau 138 —	50	— 17		
	Eau 162 —	52	— 19		
4-I-1960	Témoin	26			
	AP 16 heures	22	+ 4		0,8
	AP 24 —	22	+ 4		0,8
	AP 48 —	20	+ 6		0,3
	AP 72 —	22	+ 4		0,3
	AP 96 —	24	+ 2		0,8
	AP 114 —	22	+ 4		1,7
	AP 162 —	24	+ 2		2,2

TABLEAU 28 (*suite*)

Date de Prélèvement	Traitement		DD 50	Ecarts des DD 50 Témoin-traité	Ecarts des DD 50 AP - SP	Pourcentage de dessiccation
	SP	16 heures	24	+ 2	— 2	10,0
		24 —	23	+ 3	— 1	12,7
		48 —	23	+ 3	— 3	21,0
		72 —	46	— 20	— 24	30,0
	Eau	16 heures	25	+ 1		
		24 —	24	+ 2		
		48 —	22	+ 4		
		72 —	24	+ 2		
		96 —	27	— 1		
		114 —	27	— 1		
		162 —	37	— 11		
1-II-1960	Témoin		27			
	AP	16 heures	19	+ 8		0,9
		24 —	19	+ 8		0,9
		48 —	19	+ 8		1,1
		72 —	20	+ 7		1,8
		96 —	22	+ 5		2,0
		114 —	20	+ 7		1,9
		166 —	26	+ 1		1,9
	SP	16 heures	19	+ 8	0	6,5
		24 —	19	+ 8	0	8,1
		48 —	24	+ 3	— 5	17,0
		72 —	28	— 1	— 8	25,0
	Eau	16 heures	19	+ 8		
		24 —	19	+ 8		
		48 —	22	+ 5		
		72 —	20	+ 7		
		96 —	34	— 7		
		114 —	29	— 2		
		166 —	50	— 23		
1-III-1960	Témoin		12			
	AP	16 heures	10	+ 2		0,4
		24 —	10	+ 2		0,9
		48 —	10	+ 2		1,2
		72 —	15	— 3		1,6
		90 —	15	— 3		2,7
		138 —	15	— 3		1,8
		162 —	15	— 3		2,4
	SP	16 heures	10	+ 2	0	8,1
		24 —	11	+ 1	— 1	10,9
		48 —	12	0	— 2	21,2
		72 —	25	— 13	— 10	26,5
	Eau	16 heures	12	0		
		24 —	12	0		
		48 —	16	— 4		
		72 —	19	— 7		
		90 —	26	— 14		
		138 —	mort			
		162 —	mort			

a) *Effets du traitement AP (sans dessiccation).*

Le pourcentage de dessiccation consécutif au traitement est très faible, et peut être considéré comme négligeable pour l'ensemble des prélèvements. Pour mieux mettre en évidence les effets de ce traitement, nous avons représenté sur la figure 22, les variations des écarts des DD 50 (Témoin-traité) en fonction de la durée du traitement et des dates de prélèvement.

Plusieurs remarques sont à faire sur cette figure :

1) Pour les prélèvements du 1er octobre et du 2 novembre, réalisés pendant la phase de dormance, un séjour d'une durée inférieure à 120 heures produit un effet retardateur sur le débourrement. Il semble donc qu'un tel traitement renforce la dormance des bourgeons, ce qui se traduit par un débourrement plus tardif que celui du Témoin. Les lots qui ont séjourné plus de 120 heures sont caractérisés au contraire par un débourrement plus précoce. Cependant, une remarque importante est à faire ici. Les nombreuses expériences que nous avons réalisées depuis 1959 nous ont montré

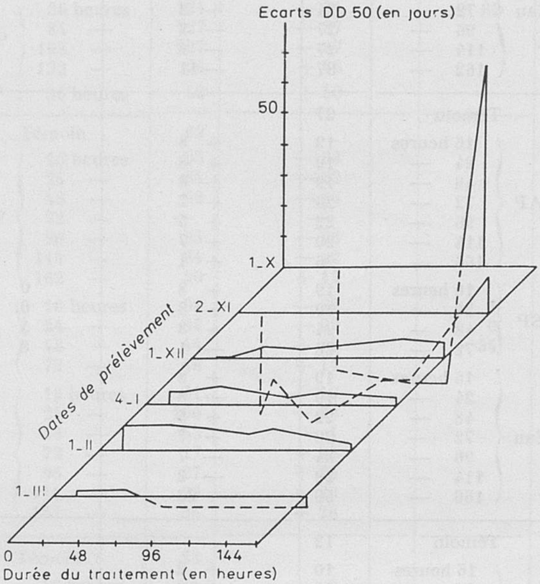


Fig. 22. — Variations des écarts des DD 50 (Témoin-traité) en fonction de la durée du traitement à 30° C et des dates de prélèvement (cycle végétatif 1959-1960). Traitement AP (sans dessiccation).

qu'à la suite de l'activation de la respiration à la température de 30° C, les échanges gazeux à travers l'enveloppe ne se font pas assez vite pour assurer une teneur en oxygène suffisante à l'intérieur de l'enceinte, quand les tissus occupent un volume trop important par rapport au volume gazeux. Il en résulte qu'au bout d'une certaine durée, voisine de 96 heures, les tissus qui occupent un trop grand volume dans l'enceinte, se trouvent placés dans une atmosphère où l'oxygène est raréfié au point de ralentir la respiration et de déclencher une fermentation intracellulaire. Cette fermentation est très active à 30° C et, après un séjour d'environ 168 heures, les tissus se nécrosent par suite de l'excès d'alcool formé. Cet alcool a été mis en évidence par une méthode que nous exposerons plus loin.

Nous verrons, dans la troisième partie, que de telles perturbations du métabolisme respiratoire ont des répercussions très importantes sur la levée de dormance. Pour l'instant, nous considérons que les traitements d'une durée inférieure à 96 heures sont des traitements en aérobiose, et que ceux d'une durée supérieure à 96 heures sont des traitements en anaérobiose partielle. Nous constatons que les traitements AP

d'une durée supérieure à 96 heures, ont déterminé une levée de dormance (Prélèvement du 1er octobre : 132 heures ; prélèvement du 2 novembre : 162 heures). Cet effet, comme nous le verrons ultérieurement, est imputable aux conditions d'anaérobiose, et non aux conditions d'aérobiose.

2) Pour les prélèvements suivants, effectués pendant les phases de post-dormance et de pré-débourrement, l'effet du traitement devient presque uniforme et se traduit par une légère avance du débourrement en faveur des lots traités. L'écart des DD 50 est très faible et ne paraît pas significatif. Il devient même négatif pour le dernier prélèvement. Il faut donc admettre qu'à partir du moment où les bourgeons ont atteint la phase de post-dormance, les séjours à 30° C sans dessiccation pendant des durées variant de 16 à 162 heures, deviennent sans aucun effet apparent sur le débourrement.

Remarquons que cette conclusion est valable pour les traitements d'une durée supérieure à 96 heures qui déterminent une fermentation plus ou moins importante dans les tissus.

b) *Effets du traitement SP* (*avec dessiccation*).

Les boutures à un bourgeon, qui ont séjourné à 30° C sans enveloppe en matière plastique pendant des durées comprises entre 16 et 72 heures, ont subi une dessiccation plus ou moins grande. Le pourcentage de dessiccation varie de 7,7 à 30. Toutefois, au delà d'une perte en eau de 25 %, la DD 50 du lot est augmentée et le pourcentage de débourrement diminué.

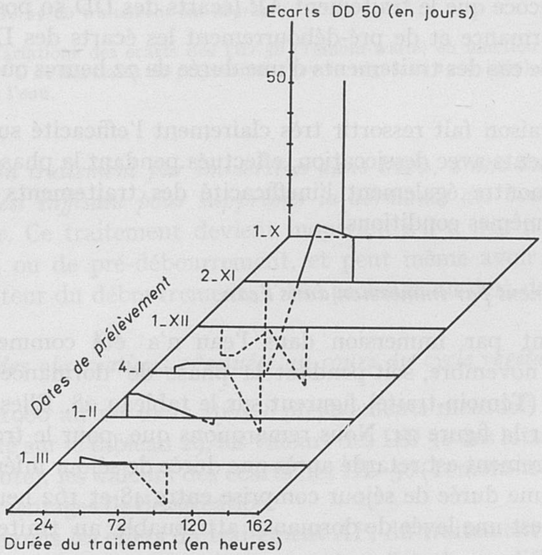


FIG. 23. — Variations des écarts des DD 50 (Témoin-traité) en fonction de la durée du traitement à 30° C et des dates de prélèvement (cycle végétatif 1959-1960). Traitement SP (avec dessiccation).

La figure 23 représente les variations des écarts des DD 50 (Témoin-traité) en fonction des durées de traitement et des dates de prélèvement. Plusieurs remarques sont à faire sur cette figure :

1) Les lots prélevés pendant la phase de dormance (1er octobre et 2 novembre) et soumis à la température de 30° C pendant des durées de 36, 48 et 72 heures présentent un débourrement avancé par rapport au Témoin. Ils ont subi une levée de dormance. Un tel traitement d'une durée plus faible produit au contraire un léger retard de débourrement. On est donc en présence d'une action favorable de la dessiccation puisque le même traitement sans dessiccation n'a produit aucun effet sur les bourgeons dormants. Le pourcentage de dessiccation qui paraît efficace est compris entre 14,2 et 24 ; il est réalisé après une durée de séjour égale au moins à 36 heures.

2) Cet effet favorable sur la suppression de la dormance ne se manifeste pas pour les prélèvements suivants, effectués pendant les phases de post-dormance et de pré-débourrement. Des durées de traitement de 16, 24 et 48 heures déterminent en général un très faible écart des DD 50, positif la plupart du temps. Toutefois, une durée de 72 heures fait apparaître un retard de débourrement parfois important qui s'accompagne toujours d'une diminution du pourcentage de débourrement.

Cet effet est imputable à la trop forte dessiccation (supérieure à 25 %) provoquée par le traitement.

c) *Comparaison des traitements AP (sans dessiccation) et SP (avec dessiccation).*

Il est intéressant de comparer les effets des deux traitements avec et sans dessiccation. Le tableau 28 donne les valeurs des écarts des DD 50 (AP-SP). Nous remarquons que le traitement SP provoque pendant la phase de dormance un débourrement beaucoup plus précoce que le traitement AP (écarts des DD 50 positifs). Pendant les phases de post-dormance et de pré-débourrement les écarts des DD 50 restent très faibles, sauf dans le cas des traitements d'une durée de 72 heures où les écarts négatifs sont importants.

Cette comparaison fait ressortir très clairement l'efficacité sur la levée de dormance des traitements avec dessiccation, effectués pendant la phase de dormance des bourgeons. Elle montre également l'inefficacité des traitements sans dessiccation effectués dans les mêmes conditions.

d) *Effets du traitement par immersion dans l'eau.*

Le traitement par immersion dans l'eau n'a été commencé que pour le prélèvement du 2 novembre, soit pendant la phase de dormance. Les valeurs des écarts des DD 50 (Témoin-traité) figurent sur le tableau 28. Elles sont représentées graphiquement sur la figure 24. Nous remarquons que, pour le traitement du 2 novembre, le débourrement est retardé après une durée de séjour inférieure à 48 heures, et accéléré après une durée de séjour comprise entre 48 et 162 heures. Cette avance du débourrement est une levée de dormance attribuable au traitement par immersion dans l'eau.

Pour les prélèvements suivants, effectués pendant les phases de post-dormance et de pré-débourrement, des durées de séjour de plus en plus courtes conduisent à des valeurs des écarts des DD 50 positives mais toujours faibles. Ces valeurs ne peuvent pas être considérées comme significatives. Par contre nous constatons, qu'après des séjours supérieurs à 96 heures environ, les écarts deviennent négatifs, ce qui traduit un retard du débourrement par rapport au Témoin. Ce retard est surtout net pour des

durées comprises entre 138 et 162 heures. Il semble que, dans ce cas, le traitement par immersion dans l'eau exerce un effet inhibiteur assez net sur le débourrement. Pour le dernier prélèvement (1er mars), un traitement de 138 et 162 heures entraîne la mort des tissus.

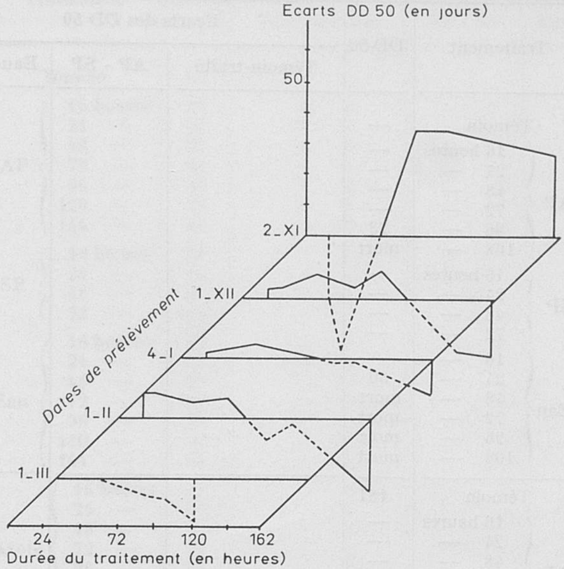


FIG. 24. — Variations des écarts des DD 50 (Témoin-traité) en fonction de la durée du traitement à 30° C et des dates de prélèvement (cycle végétatif 1959-1960). Traitement par immersion dans l'eau.

En résumé, *un traitement par immersion dans l'eau, d'une durée comprise entre 48 et 162 heures, est suffisant pour supprimer la dormance des bourgeons pendant la phase de dormance.* Ce traitement devient inopérant s'il a lieu pendant les phases de post-dormance ou de pré-débourrement, et peut même avoir un effet létal, ou simplement inhibiteur du débourrement, s'il se prolonge au-delà de 138 heures.

3) *Résultats des observations effectuées au cours du cycle végétatif* 1960-1961

Du 1er août 1960 au 1er mars 1961, 8 prélèvements mensuels ont été pratiqués. Nous avons reporté sur le tableau 29, les valeurs des DD 50 des lots Témoins et traités (AP, SP, Eau, Azote), les valeurs des écarts des DD 50 (Témoin-traité; AP-SP, Eau-Azote), et les pourcentages de dessiccation.

Nous examinerons les effets du traitement AP, du traitement SP, du traitement Eau, du traitement Azote, et nous comparerons les effets de ces différents traitements sur les bourgeons prélevés à des stades variables du cycle végétatif.

a) *Effets du traitement AP* (*sans dessiccation*).

Comme au cours du cycle végétatif 1959-1960, le pourcentage de dessiccation mesuré à la fin du traitement peut être tenu pour négligeable quelle que soit la durée

TABLEAU 29

Valeurs des DD 50 et des écarts des DD 50 (en jours) pour les traitements à 30° C effectués au cours du cycle végétatif 1960-1961

Date de Prélèvement	Traitement		DD 50	Ecarts des DD 50			Pourcentage de dessiccation
				Témoin-traité	AP - SP	Eau-Azote	
1-VIII-1960	Témoin		—				
	AP	16 heures	—				1,3
		24 —	—				1,4
		48 —	—				1,2
		72 —	—				2,8
		96 —	23				1,2
		168 —	mort				1,8
	SP	16 heures	—				5,3
		24 —	—				5,8
		48 —	—				11,0
		72 —	—				22,3
	Eau	16 —	—				
		24 —	30				
		48 —	mort				
		72 —	mort				
		96 —	mort				
		168 —	mort				
1-IX-1960	Témoin		181				
	AP	16 heures	—				0,5
		24 —	—				1,0
		48 —	—				1,6
		72 —	—				1,8
		88 —	33	+ 148			1,5
		120 —	22	+ 159			2,0
	SP	16 heures	—				8,0
		24 —	—				8,5
	Eau	16 heures	—				
		24 —	—				
		48 —	24	+ 157			
		72 —	—				
		88	20	+ 161			
3-X-1960	Témoin		107				
	AP	16 heures	131	— 24			1,0
		24 —	78	+ 29			1,2
		48 —	88	+ 19			1,6
		72 —	90	+ 17			1,6
		96 —	46	+ 61			1,8
		160 —	mort				2,5
	SP	16 heures	139	— 32	— 8		7,0
		24 —	97	+ 10	— 19		9,0
		48 —	140	— 33	— 52		17,8
		72 —	35	+ 72	+ 55		24,0
	Eau	16 heures	42	+ 65			
		24 —	22	+ 85			
		48 —	21	+ 86			
		72 —	22	+ 85			
		96 —	24	+ 83			
		160 —	mort				
	Azote	16 heures	73	+ 34		— 31	
		24 —	75	+ 32		— 53	
		48 —	28	+ 79		— 7	
		72 —	26	+ 81		— 4	
		96 —	26	+ 81		— 2	
		160 —	mort				

TABLEAU 29 *(suite)*

Date de Prélèvement	Traitement		DD 50	Ecarts des DD 50			Pourcentage de dessiccation
				Témoin-traité	AP - SP	Eau-Azote	
2-XI-1960	Témoin		35				
	AP	16 heures	32	+ 3			0,9
		24 —	32	+ 3			1,0
		48 —	30	+ 5			1,4
		72 —	33	+ 2			1,3
		96 —	35	0			1,6
		120 —	26	+ 9			1,8
		144 —	26	+ 9			1,8
	SP	16 heures	27	+ 8	+ 5		11,9
		24 —	26	+ 9	+ 6		16,0
		48 —	56	— 21	— 26		24,6
		72 —	mort	—	—		27,5
	Eau	16 heures	22	+ 13			
		24 —	20	+ 15			
		48 —	20	+ 15			
		72 —	18	+ 17			
		96 —	19	+ 16			
		120 —	20	+ 15			
		144 —	21	+ 14			
	Azote	16 heures	21	+ 14		+ 1	
		24 —	19	+ 16		+ 1	
		48 —	15	+ 20		+ 5	
		72 —	24	+ 11		— 6	
		96 —	37	— 2		— 18	
		120 —	40	— 5		— 20	
		144 —	40	— 5		— 19	
1-XII-1960	Témoin		30				
	AP	16 heures	21	+ 9			0,9
		24 —	20	+ 10			0,9
		48 —	25	+ 5			1,0
		72 —	20	+ 10			1,3
	AP	96 heures	21	+ 9			1,2
		120 —	22	+ 8			1,3
		144 —	20	+ 10			1,6
		168 —	18	+ 12			1,8
	SP	16 heures	22	+ 8	— 1		13,2
		24 —	25	+ 5	— 5		16,2
		48 —	30	0	— 5		24,6
		72 —	mort	—			28,6
	Eau	16 heures	19	+ 11			
		24 —	21	+ 9			
		48 —	22	+ 8			
		72 —	18	+ 12			
		96 —	20	+ 10			
		120 —	22	+ 8			
		144 —	25	+ 5			
		168 —	25	+ 5			
	Azote	16 heures	20	+ 10		— 1	
		24 —	23	+ 7		— 2	
		48 —	30	0		— 8	
		72 —	27	+ 3		— 9	
		96 —	22	+ 8		— 2	
		120 —	38	— 8		— 16	

TABLEAU 29 *(suite)*

Date de Prélèvement	Traitement		DD 50	Ecarts des DD 50 Témoin-traité	Ecarts des DD 50 AP - SP	Ecarts des DD 50 Eau-Azote	Pourcentage de dessiccation
2-1-1961	Témoin		24				
	AP	16 heures	17	+ 7			0,8
		24 —	18	+ 6			1,0
		48 —	19	+ 5			1,2
		72 —	22	+ 2			1,1
		96 —	—	—			1,6
		120 —	18	+ 6			1,8
		144 —	18	+ 6			2,3
		168 —	mort	—			2,2
	SP	16 heures	17	+ 7	0		11,6
		24 —	17	+ 7	+ 1		13,7
		48 —	—	—	—		24,6
	Eau	16 heures	17	+ 7			
		24 —	18	+ 6			
		48 —	18	+ 6			
		72 —	19	+ 5			
		96 —	20	+ 4			
		120 —	28	— 4			
		144 —	44	— 20			
		168 —	25	— 1			
	Azote	16 heures	18	+ 6		— 1	
		24 —	18	+ 6		0	
		48 —	18	+ 6		0	
		72 —	20	+ 4		— 1	
		96 —	29	— 5		— 9	
		120 —	mort	—			
1-II-1961	Témoin		15				
	AP	16 heures	13	+ 2			1,3
		24 —	14	+ 1			1,2
		48 —	14	+ 1			1,0
		72 —	14	+ 1			1,4
		96 —	14	+ 1			1,6
		120 —	17	— 2			1,8
		144 —	22	— 7			1,7
		168 —	18	— 3			2,1
	SP	16 heures	13	+ 2	0		12,5
		24 —	13	+ 2	+ 1		12,8
		48 —	21	— 6	— 7		21,3
	Eau	16 heures	11	+ 4			
		24 —	13	+ 2			
		48 —	11	+ 4			
		72 —	13	+ 2			
		96 —	14	+ 1			
		120 —	15	0			
		144 —	17	— 2			
		168 —	17	— 2			
	Azote	16 heures	13	+ 2		— 2	
		24 —	15	0		— 2	
		48 —	13	+ 2		— 2	
		72 —	16	— 1		— 3	
		96 —	16	— 1		— 2	
		120 —	28	— 13		— 13	
		144 —	30	— 15		— 13	
		168 —	37	— 22		— 20	

TABLEAU 29 *(fin)*

Date de Prélèvement	Traitement		DD 50	Ecarts des DD 50 Témoin-traité	Ecarts des DD 50 AP - SP	Ecarts des DD 50 Eau-Azote	Pourcentage de dessiccation
1-III-1961	Témoin		11				
	AP	16 heures	6	+ 5			0,9
		24 —	7	+ 4			1,2
		48 —	11	0			1,3
		72 —	12	— 1			1,1
		96 —	10	+ 1			1,6
		120 —	11	0			1,9
		144 —	10	+ 1			2,0
		168 —	11	0			2,4
	SP	16 heures	7	+ 4	— 1		11,0
		24 —	11	0	— 4		14,4
		48 —	25	— 14	— 14		23,1
	Eau	16 heures	8	+ 3			
		24 —	9	+ 2			
		48 —	34	— 23			
		72 —	34	— 23			
		96 —	34	— 23			
		120 —	35	— 24			
		144 —	mort	—			
		168 —	mort	—			
	Azote	16 heures	6	+ 5		+ 2	
		24 —	10	+ 1		— 1	
		48 —	10	+ 1		+ 24	
		72 —	mort	—		—	
		96 —	mort	—		—	
		120 —	mort	—		—	
		144 —	mort	—		—	
		168 —	mort	—		—	

du traitement. La figure 25 montre les variations des écarts des DD 50 (Témoin-traité) en fonction des durées de traitement pour l'ensemble des 8 prélèvements. Après l'examen du tableau 29 et de la figure 25 nous pouvons faire plusieurs remarques.

1) Le prélèvement du 1er août, qui a eu lieu pendant la phase d'entrée en dormance, se caractérise par une inefficacité totale des traitements d'une durée inférieure ou égale à 72 heures. Par contre, après un traitement d'une durée de 96 heures, une levée de dormance est constatée. Mais il faut, ici encore, attribuer cet effet aux conditions d'anaérobiose régnant dans l'enceinte en matière plastique au bout de cette durée de séjour. C'est également à la même cause qu'il faut probablement attribuer la mortalité enregistrée après un traitement de 168 heures, les tissus ne résistant pas à une fermentation intracellulaire trop prolongée. Remarquons que le lot Témoin prélevé à la même date n'a pas débourré, ce qui rend évidemment impossible le calcul des écarts des DD 50.

2) Pour le prélèvement du 1er septembre, qui a eu lieu pendant la phase de dormance, nous observons un effet favorable sur la suppression de la dormance des traitements d'une durée supérieure ou égale à 88 heures. Les traitements d'une durée inférieure provoquent toutefois une avance du débourrement par rapport au Témoin. Mais cette avance qui correspond à une DD 50 élevée ne peut être considérée que comme une levée de dormance incomplète.

3) Tous les traitements faits à partir du 2 novembre ont porté sur des bourgeons prélevés pendant les phases de post-dormance et de pré-débourrement. Ces traitements, quelle que soit leur durée, n'ont pas modifié de façon sensible les DD 50. En effet, les écarts des DD 50 bien que la plupart du temps positifs, atteignent toujours une valeur faible qui ne peut être envisagée comme significative.

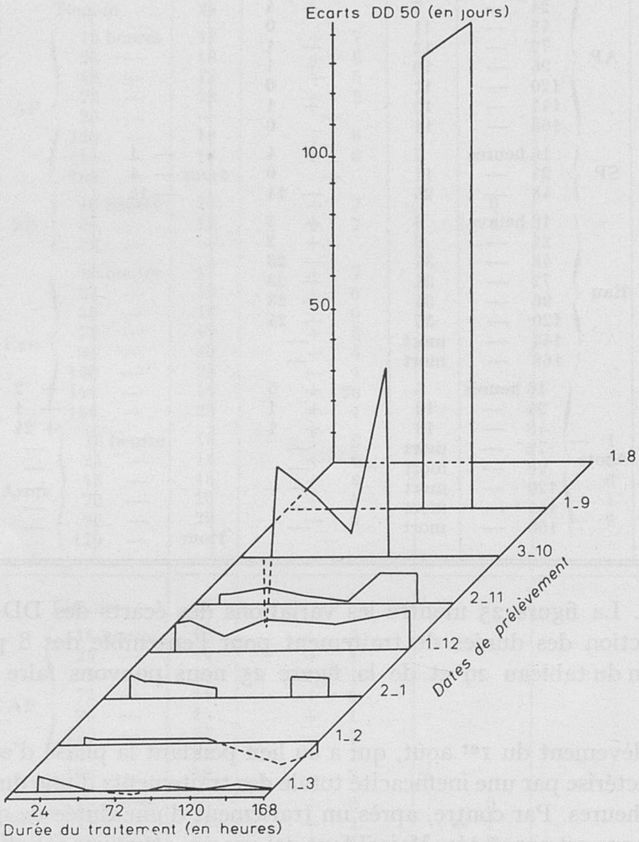


FIG. 25. — Variations des écarts des DD 50 (Témoin-traité) en fonction de la durée du traitement à 30° C et des dates de prélèvement (cycle végétatif 1960-1961). Traitement AP (sans dessiccation).

Nous retrouvons au cours de ce cycle les mêmes conclusions que celles que nous avions dégagées au cours du cycle précédent. Pendant la phase de dormance, l'avance du débourrement des bourgeons n'est obtenue qu'après un séjour à 30° C, sans dessiccation, d'une durée supérieure à 96 heures, dans des conditions d'anaérobiose conduisant à une fermentation. Un séjour d'une durée inférieure à 96 heures, donc dans des conditions d'aérobiose, est totalement inefficace. Pendant les phases de post-dormance et de pré-débourrement, toutes les durées de traitement sans dessiccation sont sans effet notable sur le débourrement.

b) *Effets du traitement SP (avec dessiccation).*

Comme au cours du cycle 1959-1960, le pourcentage de dessiccation a varié selon la durée du traitement, de 5,3 à 28,6 (tableau 29). La figure 26 représente les variations des écarts des DD 50 (Témoin-traité) en fonction de la durée du traitement et des dates de prélèvement.

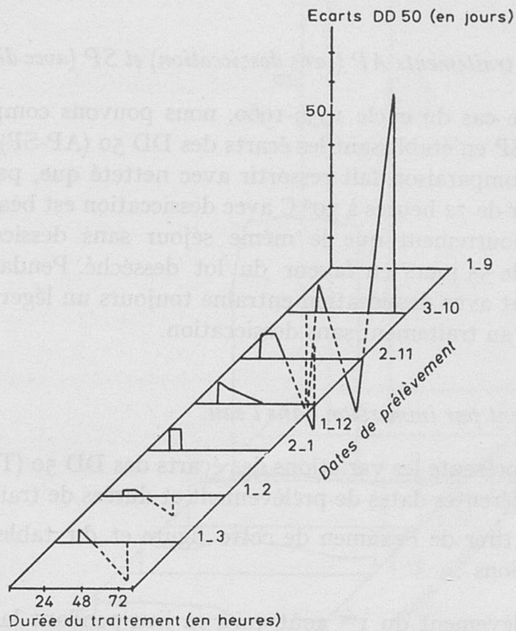


FIG. 26. — Variations des écarts des DD 50 (Témoin-traité) en fonction de la durée du traitement à 30° C et des dates de prélèvement (cycle végétatif 1960-1961). Traitement SP (avec dessiccation).

Après avoir examiné les résultats du tableau 29 et de la figure 26, nous pouvons tirer un certain nombre de conclusions :

1) Les traitements effectués le 1er août et le 1er septembre n'ont provoqué aucun effet sur le débourrement, probablement parce que le pourcentage de dessiccation obtenu n'a pas été suffisant. Par contre, le traitement du 3 octobre, effectué pendant la phase de dormance, a permis une levée de dormance très nette après un séjour des bourgeons à 30° C pendant 72 heures(dessiccation : 24 %). Un traitement d'une durée inférieure à 72 heures a entraîné un léger retard du débourrement. Par contre, celui d'une durée de 24 heures l'a avancé de 10 jours. Mais cet écart de 10 jours sur une durée de 107 jours n'est pas significatif.

2) A partir du prélèvement du 2 novembre, tous les traitements ont porté sur des bourgeons récoltés pendant les phases de post-dormance et de pré-débourrement. Les effets de ces traitements sur le débourrement ont toujours été très faibles. Cependant les boutures ayant séjourné 72 heures à 30° C se sont nécrosées à partir du pré-

lèvement du 2 novembre, le pourcentage de dessiccation étant trop élevé. De même un séjour de 48 heures a toujours entraîné un retard de débourrement.

En conclusion, *un traitement à 30° C, conduisant à une dessiccation modérée, est efficace pour lever la dormance de bourgeons prélevés pendant la phase de dormance,* et sans effet notable sur des bourgeons pris pendant les phases de post-dormance et de pré-débourrement.

c) *Comparaison des traitements AP (sans dessiccation) et SP (avec dessiccation).*

Comme dans le cas du cycle 1959-1960, nous pouvons comparer les effets des traitements AP et SP en établissant les écarts des DD 50 (AP-SP) qui figurent sur le tableau 29. Cette comparaison fait ressortir avec netteté que, pendant la phase de dormance, un séjour de 72 heures à 30° C avec dessiccation est beaucoup plus efficace pour avancer le débourrement que le même séjour sans dessiccation. L'écart des DD 50 est en effet de 55 jours en faveur du lot desséché. Pendant les phases suivantes, le traitement avec dessiccation entraîne toujours un léger retard du débourrement par rapport au traitement sans dessiccation.

d) *Effets du traitement par immersion dans l'eau.*

La figure 27 représente les variations des écarts des DD 50 (Témoin-traité) enregistrées pour les différentes dates de prélèvement et durées de traitement.

Nous pouvons tirer de l'examen de cette figure et du table au 29 un certain nombre de conclusions :

1) Pour le prélèvement du 1er août qui a eu lieu pendant la phase d'entrée en dormance, il a suffi d'un séjour de 24 heures à 30° C pour provoquer le débourrement, alors que des durées plus longues se révélaient létales. Remarquons que, pendant cette phase d'entrée en dormance, les bourgeons ne sont pas tous dans le même état physiologique : certains sont déjà en dormance alors que d'autres n'y sont encore pas.

2) Les traitements effectués pendant la phase de dormance (1er septembre et 3 octobre) avancent considérablement le débourrement si la durée de séjour à 30° C est supérieure à 48 heures. Il y a dans ce cas une levée de dormance particulièrement évidente. Une durée de 168 heures provoque la mort dans le cas du prélèvement du 3 octobre.

3) A partir du 2 novembre et pour tous les prélèvements suivants, effectués pendant les phases de post-dormance et de pré-débourrement, l'effet de l'immersion dans l'eau sur le débourrement est sensiblement le même pour toutes les durées du traitement. Cet effet se traduit par un faible écart positif des DD 50. Cet écart devient toutefois négatif si la durée du traitement dépasse 120 heures. Pour le prélèvement du 1er mars, effectué juste avant le débourrement dans les conditions naturelles, le traitement par immersion dans l'eau a un effet inhibiteur sur le débourrement à partir d'une durée de séjour de 48 heures.

En résumé, pendant la phase de dormance, *l'immersion dans l'eau à 30° C pendant*

une durée comprise entre 48 et 168 heures détermine une levée de dormance des bourgeons. Pendant les phases de post-dormance et de pré-débourrement ces mêmes traitements n'apportent qu'une faible modification de la date de débourrement.

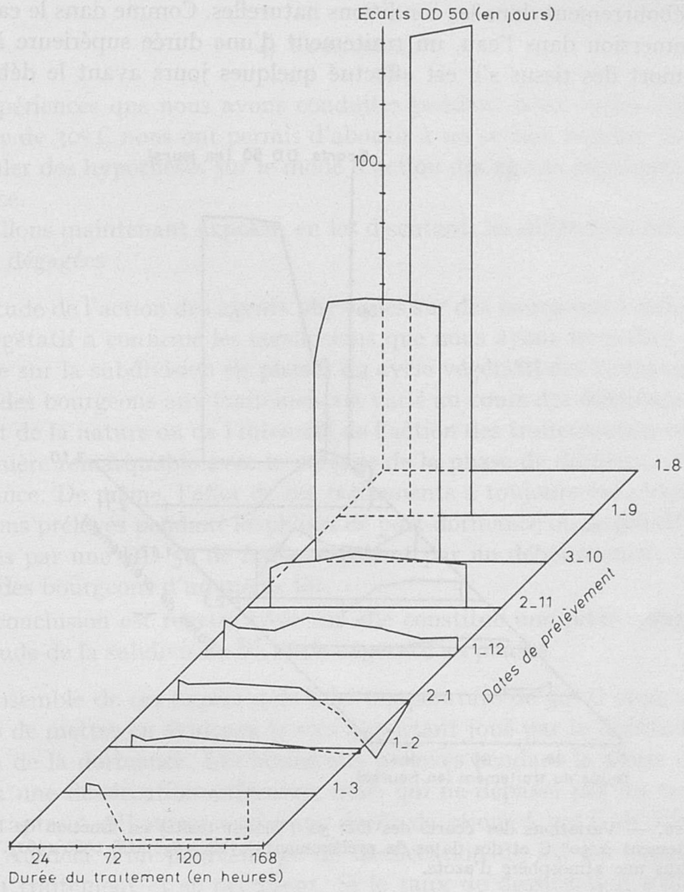


FIG. 27. — Variations des écarts des DD 50 (Témoin-traité) en fonction de la durée du traitement à 30° C et des dates de prélèvement (cycle végétatif 1960-1961). Traitement par immersion dans l'eau.

e) *Effets du traitement dans une atmosphère d'azote.*

Dans le but de vérifier si l'immersion dans l'eau agit par suite des conditions d'anaérobiose qu'elle crée pour les tissus, nous avons remplacé l'eau par une atmosphère d'azote. Les résultats des observations faites à la suite de ces traitements sont donnés dans le tableau 29. Nous avons représenté sur la figure 28 les variations des écarts des DD 50 (Témoin-traité).

L'ensemble de ces résultats peut se résumer ainsi :

1) Pour le prélèvement du 1er octobre (Phase de dormance), les traitements de 16 à 24 heures ont provoqué une avance du débourrement, mais la levée complète de dormance n'a été réalisée qu'à la suite des traitements de 48, 72 et 96 heures.

2) Pendant les phases de post-dormance et de pré-débourrement, l'action du traitement s'atténue en même temps qu'apparaît une certaine inhibition du débourrement liée à un séjour prolongé dans l'atmosphère d'azote. Cette durée de séjour à partir de laquelle survient cette inhibition semble aller en diminuant quand approche la date de débourrement dans les conditions naturelles. Comme dans le cas du traitement par immersion dans l'eau, un traitement d'une durée supérieure à 48 heures entraîne la mort des tissus s'il est effectué quelques jours avant le débourrement.

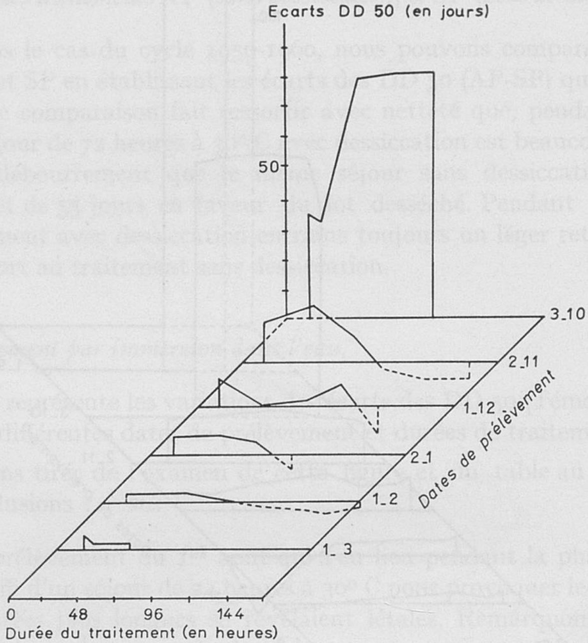


FIG. 28. — Variations des écarts des DD 50 (Témoin-traité) en fonction de la durée du traitement à 30° C et des dates de prélèvement (cycle végétatif 1960-1961). Traitement dans une atmosphère d'azote.

En conclusion, *la dormance des bourgeons prélevés pendant la phase de dormance a été levée à la suite d'une exposition dans une atmosphère d'azote pendant des durées de* 48 *à* 96 *heures à la température de* 30° C.

f) *Comparaison du traitement par immersion dans l'eau et du traitement dans une atmosphère d'azote.*

Il est intéressant d'établir une comparaison entre les effets des traitements par l'eau et par l'azote. Le tableau 29 comporte une colonne consacrée aux valeurs des écarts des DD 50 (Eau-Azote). Nous voyons notamment que, pendant la phase de dormance, le traitement par l'azote provoque un débourrement moins avancé que le traitement par l'eau pour des durées de séjour de 16 à 24 heures, mais conduit à un effet semblable pour des durées de séjour égales ou supérieures à 48 heures. On peut

donc conclure de ces résultats que l'action du traitement par immersion dans l'eau est sensiblement la même que celle du traitement dans une atmosphère d'azote et que cette action des deux types de traitement est due aux conditions d'anaérobiose dans lesquelles sont placés les tissus.

4) *Conclusion*

Les expériences que nous avons conduites pendant deux cycles végétatifs à la température de 30° C nous ont permis d'aboutir à un certain nombre de conclusions et de formuler des hypothèses sur le mode d'action des agents physiques sur la levée de dormance.

Nous allons maintenant exposer, en les discutant, les différentes conclusions que nous avons dégagées :

1) L'étude de l'action des agents physiques sur des bourgeons à différents stades du cycle végétatif a confirmé les conclusions que nous avons formulées dans la première partie sur la subdivision en phases du cycle végétatif des bourgeons. En effet, la réaction des bourgeons aux traitements a varié au cours des différentes phases. Le changement de la nature ou de l'intensité de l'action des traitements a toujours coïncidé de manière remarquable avec le passage de la phase de dormance à la phase de post-dormance. De même, l'effet de ces traitements a toujours été réduit ou nul sur des bourgeons prélevés pendant les phases de post-dormance ou de pré-débourrement, caractérisées par une DD 50 de faible valeur et par un débourrement homogène de l'ensemble des bourgeons d'un même lot.

Cette conclusion est remarquable car elle constitue une preuve supplémentaire de l'exactitude de la subdivision du cycle végétatif en phases.

2) L'ensemble de ces expériences à la température de 30° C nous a permis une fois de plus de mettre en évidence le rôle important joué par la dessiccation dans la suppression de la dormance. Les bourgeons prélevés pendant la phase de dormance et soumis à une dessiccation suffisante, mais qui ne dépasse pas un taux de 25 %, deviennent aptes à débourrer après une durée de séjour à 30° C de l'ordre de 48 à 72 heures. Au delà d'un pourcentage de dessiccation de 25, les tissus deviennent sensibles au traitement et se nécrosent. Si le taux de dessiccation n'est pas assez élevé et demeure inférieur à environ 15 %, le traitement reste inefficace. Nous remarquons donc que le facteur dessiccation joue dans la levée de dormance un rôle important qui ne semble pas dépendre de la température du traitement puisque les mêmes résultats sont obtenus aux températures de 0° et 30° C pour des taux de dessiccation du même ordre. La durée du séjour nécessaire est simplement différente car la vitesse de déshydratation est elle-même variable avec les températures.

L'efficacité du facteur dessiccation cesse dès que les bourgeons ont atteint la phase de post-dormance. D'autre part, les tissus deviennent d'autant plus sensibles à la dessiccation que le traitement a lieu plus près du débourrement dans les conditions naturelles.

3) Dans les conditions d'aérobiose, les bourgeons non soumis à la déshydratation ne réagissent pas après un séjour à la température de 30° C d'une durée inférieure à 96 heures. L'état de dormance reste inchangé et le débourrement n'est pas avancé.

La température de 30° C n'a donc pas d'action directe sur la levée de dormance alors que celle de 0° C entraîne une avance de débourrement après une durée de séjour convenable.

4) Au contraire, dans des conditions d'anaérobiose créées par une immersion dans l'eau ou par une exposition dans une atmosphère d'azote, les bourgeons deviennent aptes à débourrer après une durée de traitement de 48 heures à 30° C. Seuls, les bourgeons prélevés pendant la phase de dormance réagissent de cette façon ; ceux qui sont prélevés pendant les phases suivantes ne manifestent aucune réaction sensible au traitement. Ces observations constituent donc une preuve irréfutable de l'efficacité du facteur anaérobiose sur la levée de dormance. La réalisation de conditions de vie anaérobies conduit à une diminution ou à un arrêt de la respiration et à l'induction d'une fermentation intracellulaire, comme nous le montrerons ultérieurement. On peut donc attribuer l'effet du traitement sur la levée de dormance à cette fermentati on et aux produits qui en résultent. Cette conclusion sera reprise et développée par la suite.

Il résulte donc de nos observations que *la réalisation dans les tissus d'une fermentation intracellullaire, obtenue à la suite d'une immersion dans l'eau ou d'une exposition dans une atmosphère d'azote, est une condition suffisante pour provoquer le débourrement anticipé des bourgeons par suppression de l'état de dormance.*

II. — Lois d'action de la température sur la levée de dormance.

Nous venons de montrer que les températures de 0 et 30° C pouvaient, dans certaines conditions d'exposition et au bout d'une durée de séjour variable, réaliser dans les bourgeons une suppression de l'état de dormance, permettant ainsi un débourrement accéléré et homogène. Nous avons particulièrement démontré, qu'à la température de 0° C, le séjour dans des conditions assurant un fonctionnement normal du métabolisme respiratoire (aérobiose sans dessiccation) est suffisant pou- obtenir une levée de dormance. Par contre, à la température de 30° C, le séjour ne produit un effet favorable que si les bourgeons sont placés dans des conditions qui ralentissent ou inhibent les échanges respiratoires (anaérobiose). Il ressort donc de ces expériences préliminaires que le métabolisme respiratoire, par les modifications ou les perturbations qu'il peut subir, joue un rôle essentiel dans le phénomène complexe de la suppression de l'état de dormance. Tous les facteurs qui modifient le métabolisme respiratoire ont par suite une action sur l'état de dormance. Parmi ces facteurs, nous nous proposons d'étudier en détail la température et les conditions de vie (aérobiose et anaérobiose).

Pour cela, nous chercherons à établir une loi d'action de la température dans des conditions d'anaérobiose et dans des conditions d'aérobiose. Par conditions d'anaérobiose il faut entendre étymologiquement des conditions de vie dans un milieu privé d'air. L'eau est un milieu qui renferme une quantité d'air dissous variable avec la température. La composition de cet air n'est pas la même que celle d'une atmosphère normale. Par extension, nous admettrons dans ce mémoire que les conditions créées par l'immersion dans l'eau sont des conditions d'anaérobiose partielle puisque

la teneur en oxygène est toujours plus faible que celle de l'air normal. L'immersion dans l'eau ne réalise pas toutefois une anaérobiose aussi stricte que le séjour en atmosphère d'azote qui crée des conditions d'anoxie parfaite. Par la suite, nous continuerons à considérer que l'immersion dans l'eau réalise des conditions d'anaérobiose conduisant à une perturbation du métabolisme respiratoire que nous déterminerons avec précision dans un chapitre ultérieur.

Nous avons montré, qu'à la température de 30° C, l'immersion dans l'eau et le séjour dans une atmosphère d'azote pendant la même durée provoquent un effet semblable sur les bourgeons dormants. Ce résultat étant acquis et dans le but de ne pas surcharger l'expérimentation, nous n'avons utilisé que l'immersion dans l'eau pour créer des conditions d'anaérobiose. Il est évident, toutefois, que les résultats obtenus à la température de 30° C ne peuvent pas être transposés aux autres températures par une simple extrapolation. En effet, les traitements par immersion dans l'eau et par séjour dans l'azote n'ont pas forcément les mêmes effets à toutes les températures.

Nous nous proposons maintenant d'établir les lois d'action de la température sur la levée de dormance de bourgeons placés dans des conditions d'anaérobiose (immersion dans l'eau) et d'aérobiose.

A. — LOI D'ACTION DE LA TEMPÉRATURE EN CONDITIONS D'ANAÉROBIOSE

1) *Méthode expérimentale*

L'expérimentation a porté, au cours du cycle végétatif 1961-1962, sur des bourgeons prélevés mensuellement depuis le 1er septembre jusqu'au 1er février. Les prélèvements du 1er septembre, 1er octobre et 2 novembre ont été effectués pendant la phase de dormance et les suivants pendant les phases de post-dormance et de prédébourrement. Les prélèvements ont eu lieu dans les conditions définies précédemment. Les lots, constitués chacun de 30 boutures à un bourgeon, ont été immergés dans l'eau et placés à des températures variant de 1 à 60° C, pendant des durées variables. Les températures de traitement et les durées de séjour correspondantes sont les suivantes : 1° C pendant 1, 2, 3, 4 semaines ; 10° C pendant 1, 2, 3, 4 semaines ; 20° C pendant 3, 6, 12 jours ; 30° C pendant 24, 48, 72, 96 heures ; 40° C pendant 8, 16, 24 heures ; 50° C pendant 5, 15, 30, 60 minutes ; 60° C pendant 30, 60, 120 secondes. A la fin de la durée de séjour, les boutures sont plantées à 20° C comme il a été défini plus haut, et les débourrements sont observés en vue de calculer la DD 50 correspondant à chaque lot. Rappelons que la DD 50 est comptée, comme toujours, à partir du jour de la plantation à 20° C. Les écarts des DD 50 par rapport au Témoin prélevé le même jour et non traité sont calculés avec leur signe.

2) *Résultats et observations*

Nous trouvons sur le tableau 30 les résultats d'ensemble pour tous les prélèvements effectués au cours du cycle 1961-1962.

Sur ce tableau ne sont pas reportées les valeurs des DD 50 supérieures à celles des Témoins pour les lots prélevés pendant la phase de dormance. Les nombres entre

TABLEAU 30

Valeurs des DD 50 *et des écarts des DD* 50 (*en jours*) *pour les différentes températures et durées de traitement* (*anaérobiose*) — *Cycle végétatif* 1961-1962

Température de traitement	Durée de traitement	Date de Prélèvement					
		1-IX	1-X	2-XI	1-XII	3-I	1-II
1° C	1 semaine	—	—	38 (+27)	24 (+ 5)	26 (0)	19 (— 3)
	2 —	—	73 (+ 47)	33 (+32)	25 (+ 4)	22 (+ 4)	18 (— 2)
	3 —	29 (+172)	24 (+ 96)	26 (+39)	22 (+ 7)	19 (+ 7)	18 (— 2)
10° C	1 semaine	—	48 (+ 72)	37 (+28)	25 (+ 4)	19 (+ 7)	15 (+ 1)
	2 —	20 (+181)	23 (+ 97)	31 (+34)	27 (+ 2)	14 (+12)	14 (+ 2)
	3 —	22 (+179)	23 (+ 97)	20 (+45)	21 (+ 8)	15 (+11)	11 (+ 5)
20° C	3 jours	—	89 (+ 31)	56 (+ 9)	25 (+ 4)	23 (+ 3)	11 (+ 5)
	6 —	50 (+151)	49 (+ 71)	39 (+26)	23 (+ 6)	19 (+ 7)	13 (+ 3)
	12 —	30 (+171)	59 (+ 61)	42 (+23)	27 (+ 2)	13 (+13)	12 (+ 4)
30° C	24 heures	—	75 (+ 45)	35 (+30)	27 (+ 2)	20 (+ 6)	15 (+ 1)
	48 —	40 (+161)	41 (+ 79)	28 (+37)	21 (+ 8)	20 (+ 6)	17 (— 1)
	72 —	39 (+162)	28 (+ 92)	26 (+39)	17 (+12)	23 (+ 3)	28 (—12)
	96 —	23 (+178)	21 (+ 99)	28 (+37)	40 (—11)	25 (+ 1)	21 (— 5)
40° C	8 heures	—	—	40 (+25)	19 (+10)	21 (+ 5)	14 (+ 2)
	16 —	—	27 (+ 93)	25 (+40)	17 (+12)	19 (+ 7)	14 (+ 2)
	24 —	30 (+171)	16 (+104)	22 (+43)	19 (+10)	19 (+ 7)	15 (+ 1)
50° C	5 minutes	—	—	33 (+32)	27 (+ 2)	19 (+ 7)	17 (— 1)
	15 —	—	18 (+102)	33 (+32)	27 (+ 2)	21 (+ 5)	17 (— 1)
	30 —	19 (+182)	18 (+102)	24 (+41)	26 (+ 3)	21 (+ 5)	17 (— 1)
	60 —	19 (+182)	18 (+102)	22 (+43)	24 (+ 5)	19 (+ 7)	17 (— 1)
60° C	30 secondes	—	—	27 (+38)	27 (+ 2)	21 (+ 5)	17 (— 1)
	60 —	—	32 (+ 88)	28 (+37)	27 (+ 2)	21 (+ 5)	17 (— 1)
	120 —	39 (+162)	21 (+ 99)	30 (+35)	27 (+ 2)	21 (+ 5)	17 (— 1)

parenthèses représentent les écarts des DD 50 calculés à partir des valeurs des DD 50 des lots Témoins. Ces valeurs déterminées pour chaque prélèvement sont les suivantes :

1er *septembre*	201 jours
1er *octobre*	120 —
2 *novembre*	65 —
1er *décembre*	29 —
3 *janvier*	26 —
1er *février*	16 —

Plusieurs remarques peuvent être faites sur ces résultats :

1) Pendant la phase de dormance (prélèvements du 1er septembre, 1er octobre, et 2 novembre) toutes les températures, au bout d'une durée de séjour variable, agissent efficacement en avançant le débourrement des bourgeons dormants. Elles produisent une levée de dormance.

2) Pendant cette même phase, la durée minimum de séjour efficace à une température donnée diminue régulièrement au fur et à mesure que la fin de cette phase approche. Cette diminution semble indiquer que les tissus dormants exigent, pour la suppression de leur dormance, une durée de traitement de plus en plus réduite. De plus, les traitements d'une durée inférieure à la durée minimum de séjour efficace semblent retarder le débourrement puisque les DD 50 sont toujours plus élevées que celle du Témoin.

3) Les traitements effectués à quelque température que ce soit, pendant les phases de post-dormance et de pré-débourrement, ne produisent qu'une faible modification de la durée de débourrement qui n'est que rarement significative (écarts de quelques jours seulement). Nous avons déjà, dans ce même chapitre, montré une action similaire des températures de 0° et 30° C. Toutefois, les traitements à la température de 40° C semblent accélérer davantage le débourrement. Peut-être faut-il attribuer cette action particulière au fait que, la dormance étant levée, les tissus prennent pendant la durée du séjour à cette température une certaine avance dans le déroulement des processus de croissance qui conduisent au débourrement.

En conclusion, nous constatons que des *bourgeons prélevés pendant la phase de dormance et placés dans des conditions d'anaérobiose (immersion dans l'eau) à différentes températures, pendant des durées variables, deviennent aptes à débourrer par suite de la suppression de leur état de dormance. Toutes les températures depuis 1° C jusqu'à 60° C peuvent produire cet effet après une durée de séjour qui décroît quand la température augmente.*

3) *Etablissement d'une loi d'action de la température*

La décroissance de la durée de séjour nécessaire à la levée de dormance, observée quand la température s'élève, suggère l'existence d'une loi générale d'action de la température dans des conditions d'anaérobiose. C'est cette loi que nous allons essayer d'établir maintenant.

En premier lieu, il convient de définir avec exactitude, pour chaque température, la durée minimum de séjour efficace qui provoque une levée de dormance. Nous admettons pour cela que la levée de dormance est réalisée complètement quand le

débourrement d'un lot est homogène et régulier pour l'ensemble des bourgeons. Elle est partielle si le débourrement, bien qu'avancé, est irrégulier et échelonné, ce qui se produit pour des valeurs des DD 50 élevées, généralement supérieures à 45 jours. Lorsque la levée de dormance est complète pour une durée de traitement et partielle pour la durée immédiatement inférieure, la durée minimum de séjour efficace est égale à la moyenne arithmétique des deux durées. Nous avons ainsi déterminé, pour chaque température et pour chaque prélèvement de la phase de dormance, la durée minimum de séjour efficace. L'ensemble de ces résultats figure sur le tableau 31.

TABLEAU 31

Valeurs des durées minima de séjour efficaces pour les prélèvements effectués pendant la phase de dormance en conditions d'anaérobiose — Cycle végétatif 1961-1962

Température de traitement	Date de Prélèvement		
	1^er^ septembre	1^er^ octobre	2 novembre
1° C	21 jours	17 jours	11 jours
10° C	14	10 —	7 —
20° C	6 —	4 —	4 —
30° C	2 —	1,5 —	1
40° C	1	0,75 —	0,50 —
50° C	30 minutes	15 minutes	5 minutes
60° C	3	2	0,5

Nous constatons au premier abord que pour une même température la durée minimum de séjour efficace diminue depuis le 1^er^ jusqu'au 3^e^ prélèvement. Cette observation importante laisse supposer, soit que les bourgeons ont des exigences de plus en plus faibles, soit que la température a un coefficient d'action de plus en plus élevé.

Pour déterminer laquelle de ces deux hypothèses est valable, nous allons calculer la vitesse d'action de chaque température et rechercher la nature de la loi qui relie cette vitesse à la température. La vitesse est calculée d'après la formule :

$$V = \frac{1}{D} \times 1\,000,$$

dans laquelle D est la durée minimum de séjour efficace exprimée en jours. Le tableau 32 donne les valeurs des vitesses d'action pour chaque température et pour chaque prélèvement.

TABLEAU 32

Valeurs des vitesses d'action des températures pour les prélèvements effectués pendant la phase de dormance en conditions d'anaérobiose — Cycle végétatif 1961-1962

Température de traitement	Date de Prélèvement		
	1^er^ septembre	1^er^ octobre	2 novembre
1° C	47	59	91
10° C	71	100	143
20° C	166	250	250
30° C	500	666	1 000
40° C	1 000	1 333	2 000
50° C	48 000	96 000	288 000
60° C	480 000	720 000	2 880 000

Une première constatation s'impose après l'examen de ce tableau. C'est la disproportion qui existe entre les vitesses correspondant aux températures comprises entre 1 et 40° C et celles corrrespondant aux températures de 50 et 60° C. Ces dernières atteignent des valeurs considérables, très largement supérieures aux premières. Il apparaît donc une coupure nette entre les vitesses d'action des températures de 40 et 50° C. L'existence de cette coupure conduit à penser qu'entre ces deux températures se produit un changement du mode d'action qui se traduit par une augmentation brutale de la vitesse. Nous reviendrons ultérieurement sur ce point. Nous allons considérer maintenant les vitesses d'action des températures comprises entre 1 et 40° C.

a) Vitesse d'action des températures comprises entre 1 et 40° C.

Nous avons représenté graphiquement les variations des vitesses d'action en fonction de la température sur les figures 29, 30 et 31. Ces variations présentent une

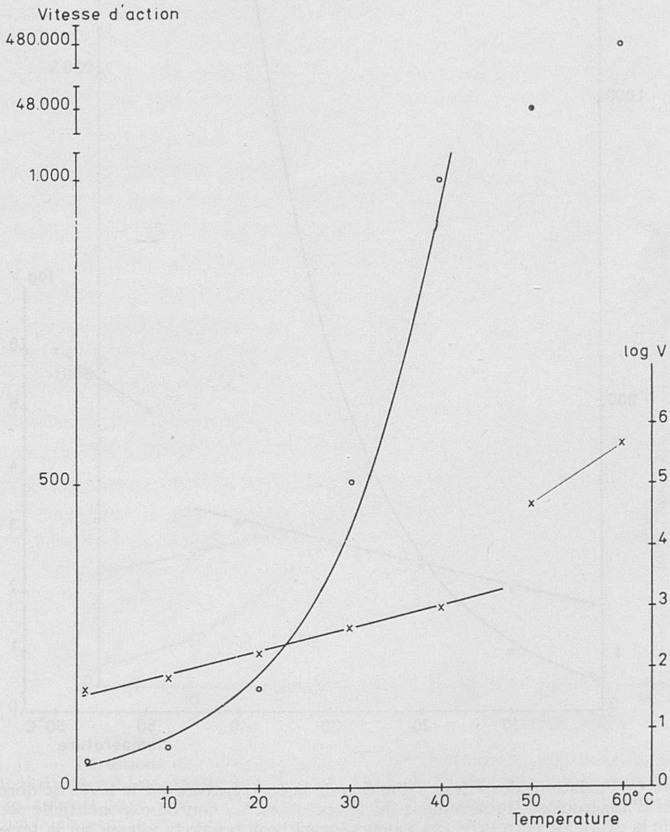


FIG. 29. — Variations des vitesses d'action de la température sur la levée de dormance en conditions d'anaérobiose (Prélèvement du 1er septembre). La courbe exponentielle est calculée à partir de la droite de régression des valeurs logarithmiques de la vitesse sur la température. On remarque facilement la discontinuité des valeurs de la vitesse entre 40 et 50° C.

forme exponentielle analogue à celle de l'intensité respiratoire des tissus animaux ou végétaux en fonction de la température. Cette courbe exponentielle est de la forme :

$$V = ab^t \qquad (1)$$

dans laquelle V est la vitesse de respiration, a et b des constantes et t la température. Par transformation logarithmique, cette équation devient :

$$\log V = \log a + t \log b. \qquad (2)$$

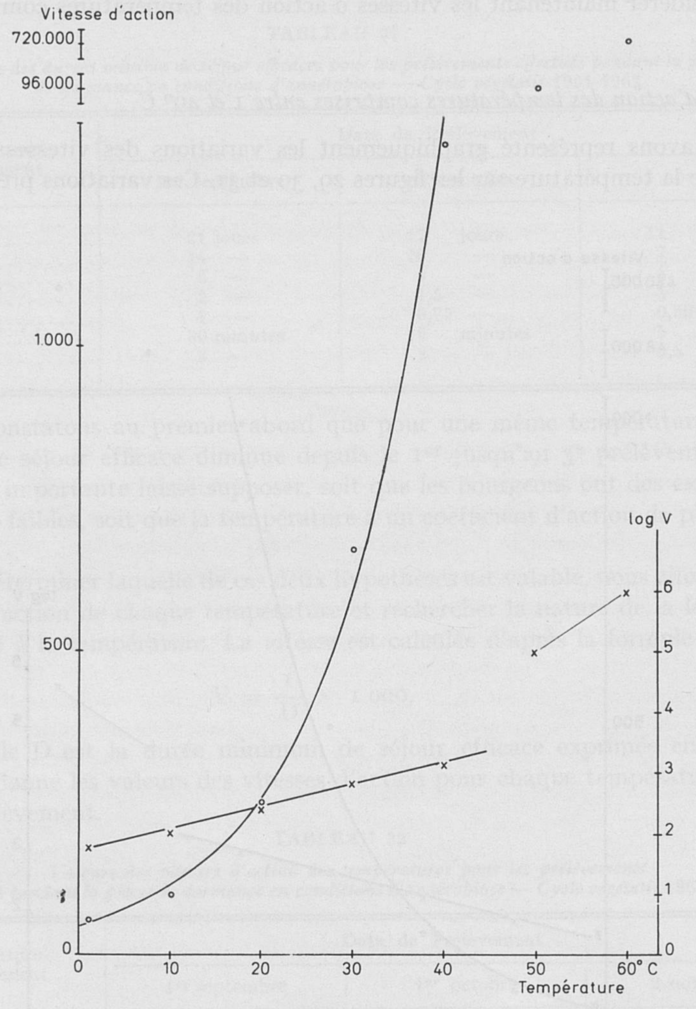


Fig. 30. — Variations des vitesses d'action de la température sur la levée de dormance en conditions d'anaérobiose (Prélèvement du 1er octobre). La courbe exponentielle est calculée à partir de la droite de régression des valeurs logarithmiques de la vitesse sur la température. On remarque facilement la discontinuité des valeurs de la vitesse entre 40 et 50° C.

L'équation (2) est de la forme Y = AX + B. L'ajustement à la courbe exponentielle (1) revient simplement à l'ajustement à une droite des valeurs logarithmiques

de la vitesse. Nous avons calculé ces droites théoriques pour les 3 prélèvements du 1er septembre, 1er octobre et 2 novembre. Les résultats de ces calculs sont reportés sur le tableau 33.

TABLEAU 33

Courbes théoriques de variation des vitesses d'action en fonction de la température

Date de prélèvement	Equation des valeurs logarithmiques	Equation de la courbe exponentielle	Valeur de t	Signification
1er septembre..	$\log V = 1{,}56323 + 0{,}03588\, t$	$V = 36{,}58 \times 1{,}0861^{t}$	14,6	S — $P < 0{,}001$
1er octobre	$\log V = 1{,}69581 + 0{,}03595\, t$	$V = 49{,}64 \times 1{,}0863^{t}$	22,7	S — $P < 0{,}001$
2 novembre ...	$\log V = 1{,}83680 + 0{,}03600\, t$	$V = 68{,}67 \times 1{,}0864^{t}$	9,5	S — $P < 0{,}001$

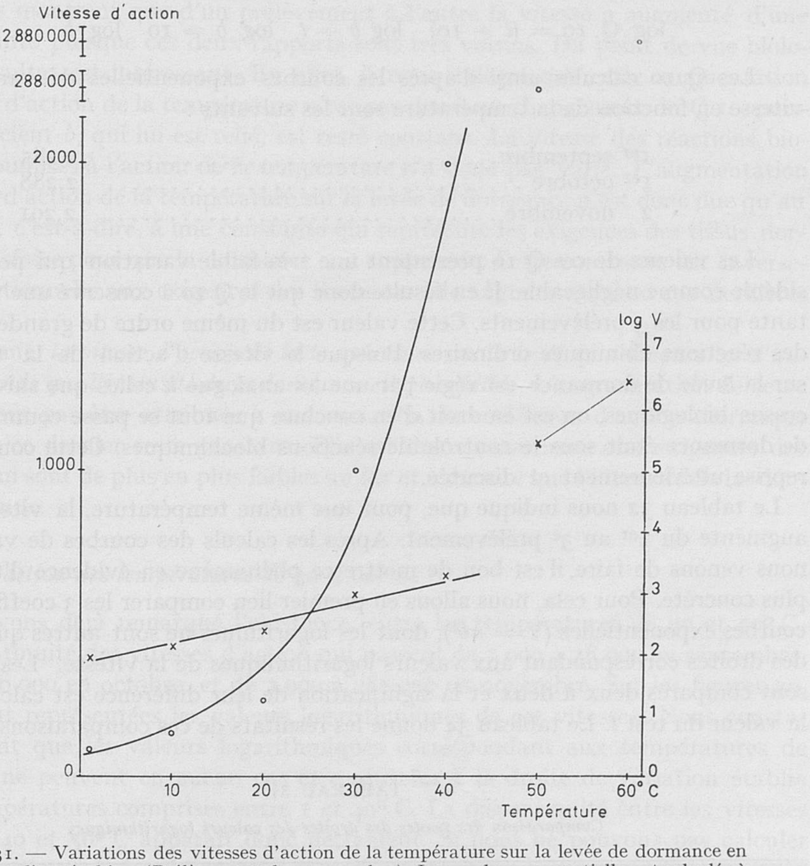


FIG. 31. — Variations des vitesses d'action de la température sur la levée de dormance en conditions d'anaérobiose (Prélèvement du 2 novembre). La courbe exponentielle est calculée à partir de la droite de régression des valeurs logarithmiques de la vitesse sur la température. On remarque facilement la discontinuité des valeurs de la vitesse entre 40 et 50° C.

Nous voyons sur ce tableau que toutes les valeurs logarithmiques des vitesses peuvent être ajustées à une droite pour chaque prélèvement. Il en résulte que l'ajustement à une courbe exponentielle des valeurs de la vitesse en fonction de la tempé-

rature est très significatif pour les 3 prélèvements. La vitesse d'action de la température sur la levée de dormance varie donc suivant une courbe exponentielle, comme la vitesse des réactions chimiques. Cette vitesse d'action peut se caractériser par le *coefficient d'action thermique ou Q 10*, défini comme l'accroissement de la vitesse d'action pour une différence de température de 10° C. Nous avons calculé le Q 10 à partir de l'équation de la courbe exponentielle. Il est défini comme suit :

$$Q\ 10 = \frac{V_{t+10}}{V_t}$$

or $V = ab^t$; d'où :

$$Q\ 10 = \frac{a\,b^{t+10}}{a\,b^t} = \frac{b^{t+10}}{b^t}$$

Par transformation logarithmique nous avons :

$$\log Q\ 10 = (t + 10)\ \log b - t\ \log b = 10\ \log b$$

Les Q 10 calculés ainsi d'après les courbes exponentielles de variation de la vitesse en fonction de la température sont les suivants :

1er septembre	2,285
1er octobre	2,288
2 novembre	2,291

Les valeurs de ces Q 10 présentent une très faible variation qui peut être considérée comme négligeable. Il en résulte donc que le Q 10 a conservé une valeur constante pour les 3 prélèvements. Cette valeur est du même ordre de grandeur que celle des réactions chimiques ordinaires. Puisque la vitesse d'action de la température sur la levée de dormance est régie par une loi analogue à celles que suivent les processus biologiques, on est en droit d'en conclure que tout se passe comme si la levée de dormance était sous le contrôle de réactions biochimiques. Cette conclusion sera reprise ultérieurement et discutée.

Le tableau 32 nous indique que, pour une même température, la vitesse d'action augmente du 1er au 3e prélèvement. Après les calculs des courbes de variation que nous venons de faire, il est bon de mettre ce phénomène en évidence d'une manière plus concrète. Pour cela, nous allons en premier lieu comparer les 3 coefficients *b* des courbes exponentielles ($V = ab^t$), dont les logarithmes ne sont autres que les pentes des droites correspondant aux valeurs logarithmiques de la vitesse. Les coefficients sont comparés deux à deux et la signification de leur différence est calculée d'après la valeur du test *t*. Le tableau 34 donne les résultats de ces comparaisons.

TABLEAU 34

Comparaison des pentes des droites des valeurs logarithmiques

Coefficients comparés	Valeur de *t*	Signification
Septembre-octobre	0,024	NS — P < 0,90
Septembre-novembre	0,027	NS — P < 0,90
Octobre-novembre	0,012	NS — P < 0,90

Comme nous le montre ce tableau, les coefficients ne sont pas significativement différents. Par conséquent, nous pouvons admettre que le coefficient *b* de la courbe exponentielle est resté constant au cours des 3 prélèvements. S'il en est ainsi, la variation de la vitesse enregistrée ne peut être attribuée qu'au coefficient *a*, dans la formule $V = ab^t$.

Nous pouvons donc caractériser cette variation de la vitesse en établissant les rapports des coefficients *a* calculés pour chaque prélèvement. Ces rapports sont les suivants :

$$\frac{\text{Octobre}}{\text{Septembre}} = \frac{49{,}64}{36{,}58} = 1{,}357$$

$$\frac{\text{Novembre}}{\text{Octobre}} = \frac{68{,}67}{49{,}64} = 1{,}383$$

Ils nous montrent que d'un prélèvement à l'autre la vitesse a augmenté d'une façon constante puisque ces deux rapports sont très voisins. Du point de vue biologique, ce résultat est intéressant. En effet, il nous indique que cette augmentation de la vitesse d'action de la température n'est pas due à un changement du Q 10 puisque le coefficient *b*, qui lui est relié, est resté constant. La vitesse des réactions biochimiques soumises à l'action de la température n'a donc pas varié. L'augmentation de la vitesse d'action de la température sur la levée de dormance n'est donc due qu'au coefficient *a*, c'est-à-dire, à une constante qui représente les exigences des tissus dormants à satisfaire pour que la dormance soit supprimée. Cette constante est inversement proportionnelle aux exigences des tissus car elle augmente quand ces dernières diminuent.

En résumé, *la vitesse d'action de la température sur la levée de dormance est d'autant plus grande que l'intensité de la dormance est plus faible*. L'augmentation de cette vitesse ne peut pas être attribuée à une variation du coefficient d'action thermique ou Q 10 car ce dernier reste constant. Elle est due au contraire aux exigences des bourgeons qui sont de plus en plus faibles au fur et à mesure que l'intensité de la dormance diminue.

b) Vitesse d'action des températures de 50 et 60° C.

Nous avons déjà remarqué l'existence, entre les températures de 40 et 50° C, d'une discontinuité des vitesses d'action qui passent de 1 000 à 48 000 en septembre, de 1 333 à 96 000 en octobre, et de 2 000 à 288 000 en novembre. Sur les figures 29, 30 et 31 sont représentées les valeurs logarithmiques de ces vitesses. Nous constatons aisément que les valeurs logarithmiques correspondant aux températures de 50 et 60° C ne peuvent en aucun cas être ajustées à la droite de variation établie pour les températures comprises entre 1 et 40° C. La discontinuité entre les vitesses d'action de 40 et 50° C apparaît donc nettement. Si nous ne pouvons pas calculer l'ajustement à une droite des deux points correspondant à 50 et 60° C, nous pouvons toutefois remarquer que le Q 10 entre les températures de 50 et 40° C atteint des valeurs qui n'ont aucune signification biologique. Il en est de même pour les Q 10 entre 60 et 50° C (Tableau 35).

Nous pouvons donc admettre que l'action des températures de 50 et 60° C sur la levée de dormance ne résulte pas de réactions biochimiques comme dans le cas des

températures inférieures ou égales à 40° C. La discontinuité des vitesses observée correspond donc à un changement du mode d'action de la température. Ce changement s'opère à une température comprise entre 40 et 50° C. Nous ne l'avons pas déterminée avec plus de précision.

TABLEAU 35

Valeurs des Q 10 pour les températures comprises entre 40° et 60° C

Q 10	Date de prélèvement		
	1er septembre	1er octobre	2 novembre
50° C / 40° C	48	72	144
60° C / 50° C	10	7,5	10

Entre 50 et 60° C, le Q 10 atteint une valeur de l'ordre de 10, donc supérieure à celle qui caractérise les réactions chimiques. La vitesse d'action reste là encore très élevée. Remarquons qu'à la température de 60° C la vitesse d'action, très grande, correspond à une durée minimum de séjour efficace très courte, de 30 à 120 secondes. Or, cette durée minimum de 30 secondes est de l'ordre de grandeur de celle qui est nécessaire à la chaleur pour atteindre les tissus internes des boutures à un bourgeon. Il est par suite difficile de déterminer exactement la vitesse d'action à cette température-là. Nous retiendrons seulement qu'à 50 et 60° C les vitesses d'action de la température sur la levée de dormance sont très élevées, et que le mode d'action est alors différent de celui des températures inférieures ou égales à 40° C.

4) *Conclusion*

Dans des conditions d'anaérobiose, réalisées par l'immersion des tissus dans l'eau pendant des durées variables, nous avons pu montrer l'efficacité des différentes températures sur la levée de dormance. Nous avons, en outre, établi une loi d'action des températures inférieures ou égales à 40° C. Cette loi, de nature exponentielle, fait apparaître que la température agit sur le phénomène de levée de dormance comme elle le fait sur les autres phénomènes du métabolisme cellulaire (respiration, fermentation, etc). Le Q 10 calculé est du même ordre de grandeur que celui qui caractérise les réactions chimiques ordinaires. Nous avons donc le droit d'admettre que la levée de dormance est sous le contrôle de réactions de nature biochimique. Ces réactions, se déroulant dans un milieu où la respiration est réduite, sont essentiellement des réactions de fermentation comme nous l'établirons avec précision dans un prochain chapitre.

Nous avons également montré que la vitesse d'action de la température augmente quand l'intensité de la dormance diminue. Cette augmentation n'est pas imputable à un changement du coefficient d'action thermique (Q 10). Elle doit être attribuée à une diminution, dans les bourgeons, des exigences à satisfaire pour que l'état de dormance disparaisse. Mais, bien que ces exigences deviennent de plus en plus faibles,

la vitesse des réactions biochimiques conduisant à la levée de dormance reste inchangée, comme l'indique la constance du Q 10 pendant cette période.

La loi d'action pour les températures inférieures ou égales à 40° C cesse d'être valable pour les températures de 50 et 60° C. La transition s'opère entre 40 et 50° C à une température que nous n'avons pas déterminée avec exactitude. A partir de ce seuil, la vitesse d'action de la température augmente considérablement et ne correspond plus à des réactions chimiques. Le mode d'action de la température subit alors un changement. Puisque l'action sur la levée de dormance ne peut pas être due à des réactions biochimiques, nous pouvons supposer qu'elle résulte alors de transformations de nature physique survenues notamment dans la structure protoplasmique. Cette hypothèse, que nous n'avons pas les moyens de vérifier, sera reprise ultérieurement et discutée plus longuement.

B. — LOI D'ACTION DE LA TEMPÉRATURE EN CONDITIONS D'AÉROBIOSE

1) *Méthode expérimentale*

Pour l'établissement de la loi d'action de la température en conditions d'aérobiose, nous avons adopté le même schéma expérimental que celui qui a été décrit dans le cas des conditions d'anaérobiose. Les prélèvements ont eu lieu aux mêmes dates. Nous avons introduit une température (5° C) et une durée de traitement (4 semaines) supplémentaires. Tous les autres facteurs sont identiques. La différence essentielle porte sur les conditions de vie des bourgeons pendant le traitement. Pour réaliser des conditions d'aérobiose permettant d'assurer un métabolisme respiratoire normal, nous avons enfermé les boutures à un bourgeon dans une enveloppe en matière plastique de 30 microns d'épaisseur. A travers cette enveloppe, les échanges gazeux s'effectuent normalement et le métabolisme respiratoire des tissus enfermés ne subit aucune modification. D'autre part, cette enveloppe en matière plastique évite la déshydratation des tissus qui pourrait altérer les effets du traitement en agissant favorablement sur la levée de dormance.

Les traitements ont eu lieu dans des enceintes portées aux températures suivantes : 1, 5, 10, 20, 30, 40, 50 et 60° C.

2) *Résultats et observations*

Nous avons reporté sur le tableau 36 l'ensemble des résultats enregistrés au cours du cycle végétatif 1961-1962.

Sur ce tableau nous n'avons pas indiqué les valeurs des DD 50 supérieures à celles des Témoins pour les prélèvements effectués pendant la phase de dormance. Les écarts des DD 50 par rapport aux lots Témoins sont représentés entre parenthèses avec leur signe.

Plusieurs remarques sont à faire sur le tableau 36 :

1) Pendant la phase de dormance (prélèvements du 1er septembre, 1er octobre, 2 novembre), un séjour de 1, 2, 3, ou 4 semaines à 1 ou 5° C est suffisant pour provoquer une levée de dormance. Comme dans le cas du traitement en conditions d'anaérobiose, la durée minimum de séjour efficace semble diminuer du 1er au 3e prélèvement.

TABLEAU 36

Valeurs des DD 50 et des écarts des DD 50 (en jours) pour les différentes températures et durées du traitement (aérobiose) — Cycle végétatif 1961-1962

Température de traitement	Durée de traitement	Date de prélèvement					
		1-IX	1-X	2-XI	1-XII	3-I	1-II
1° C	1 semaine	—	—	45 (+20)	30 (— 1)	30 (— 4)	19 (—3)
	2 —	—	72 (+ 48)	38 (+27)	35 (— 6)	24 (+ 2)	18 (—2)
	3 —	75 (+126)	49 (+ 71)	35 (+30)	28 (+ 1)	19 (+ 7)	18 (—2)
	4 —	35 (+166)	36 (+ 84)	30 (+35)	28 (+ 1)	27 (— 1)	19 (—3)
5° C	1 semaine	—	—	59 (+ 6)	30 (— 1)	21 (+ 5)	21 (—5)
	2 —	70 (+131)	46 (+ 74)	45 (+20)	31 (— 2)	23 (+ 3)	20 (—4)
	3 —	40 (+161)	35 (+ 85)	49 (+16)	32 (— 3)	22 (+ 4)	19 (—3)
	4 —	32 (+169)	28 (+ 92)	30 (+35)	30 (— 1)	24 (+ 2)	18 (—2)
10° C	1 semaine	—	—	—	36 (— 7)	23 (+ 3)	16 (0)
	2 —	—	—	—	36 (— 7)	20 (+ 6)	19 (—3)
	3 —	—	—	—	30 (— 1)	20 (+ 6)	19 (—3)
20° C	3 jours	—	—	—	28 (+ 1)	23 (+ 3)	18 (—2)
	6 —	—	—	—	29 (0)	20 (+ 6)	17 (—1)
	12 —	—	—	—	29 (0)	16 (+10)	15 (+1)
30° C	24 heures	—	—	—	32 (— 3)	35 (— 9)	17 (—1)
	48 —	—	—	—	39 (—10)	27 (— 1)	18 (—2)
	72 —	—	—	—	33 (— 4)	34 (— 8)	19 (—3)
	96 —	—	—	—	38 (— 9)	33 (— 7)	21 (—5)
40° C	8 heures	—	—	—	30 (— 1)	24 (+ 2)	15 (+1)
	16 —	—	—	—	32 (— 3)	24 (+ 2)	14 (+2)
	24 —	—	—	—	33 (— 4)	23 (+ 3)	17 (—1)
50° C	5 minutes	—	—	35 (+30)	25 (+ 4)	21 (+ 5)	16 (0)
	15 —	—	19 (+101)	23 (+32)	24 (+ 5)	20 (+ 6)	17 (—1)
	30 —	20 (+181)	20 (+100)	25 (+40)	26 (+ 3)	19 (+ 7)	18 (—2)
	60 —	22 (+179)	20 (+100)	24 (+41)	22 (+ 7)	20 (+ 6)	16 (0)
60° C	30 secondes	—	—	30 (+35)	25 (+ 4)	21 (+ 5)	19 (—3)
	60 —	—	41 (+ 79)	29 (+36)	26 (+ 3)	22 (+ 4)	17 (—1)
	120 —	40 (+161)	25 (+ 95)	25 (+40)	24 (+ 5)	23 (+ 3)	18 (—2)

2) Les températures de 10, 20, 30 et 40° C sont totalement inefficaces pour avancer le débourrement de bourgeons prélevés pendant la phase de dormance. Par contre, les températures de 50 et 60° C ont un effet favorable. Là encore, la durée minimum de séjour efficace diminue quand l'intensité de la dormance décroît.

3) Pendant les phases de post-dormance et de pré-débourrement (prélèvements du 1er décembre, 3 janvier et 1er février), les bourgeons ne réagissent pas de manière sensible aux diverses températures. Les écarts des DD 50 observés sont toujours très faibles et ne peuvent généralement pas être tenus pour significatifs. Les traitements effectués pendant ces deux phases doivent donc être considérés comme inopérants.

En résumé, nous pouvons admettre que, pendant la phase de dormance, des séjours de durée variable à 1, 5, 50, 60° C dans des conditions d'aérobiose, provoquent un débourrement anticipé des bourgeons après suppression de l'état de dormance. Par contre, des séjours à 10, 20, 30, 40° C dans des conditions identiques, non seulement ne lèvent pas la dormance, mais encore paraissent retarder sensiblement le débourrement.

3) *Etablissement d'une loi d'action de la température*

Nous allons essayer d'établir, comme nous l'avons fait pour les traitements en anaérobiose, une loi d'action de la température sur la levée de dormance dans des conditions d'aérobiose. Cette loi sera évidemment très différente de la précédente car, dans des conditions d'anaérobiose, toutes les températures agissent favorablement sur la suppression de la dormance, alors qu'au contraire, dans des conditions d'aérobiose, certaines sont totalement inopérantes. Des expériences préliminaires ont montré que le seuil au-dessus duquel la température cesse d'être efficace sur la levée de dormance dans des conditions d'aérobiose, se situe entre 5 et 10° C. C'est pour cette raison que nous avons choisi la température de 5° C dans notre expérimentation. Remarquons que ce seuil, compris entre 5 et 10° C, est probablement très voisin de celui qui est admis communément comme seuil d'efficacité des températures dans les conditions naturelles pour la plupart des plantes ligneuses (autour de 7° C). Nous discuterons ce point dans un prochain chapitre. Pour l'instant, nous allons déterminer pour chaque température et chaque date de prélèvement, la durée minimum de séjour efficace sur la levée de dormance. Les résultats de ces déterminations figurent sur le tableau 37.

TABLEAU 37

Valeurs des durées minima de séjour efficaces pour les prélèvements effectués pendant la phase de dormance en conditions d'aérobiose — Cycle végétatif 1961-1962

Température de traitement	Date de prélèvement		
	1er septembre	1er octobre	2 novembre
1° C	28 jours	24 jours	17 jours
5° C	21 —	17 —	14 —
50° C	30 minutes	15 minutes	5 minutes
60° C	3 —	2 —	0,5 —

Ce tableau indique clairement que, pour toutes les températures, la durée minimum de séjour efficace décroît régulièrement au fur et à mesure que l'intensité de la dormance diminue. Nous retrouvons ici la même observation que celle que nous avons faite dans le cas des traitements en conditions d'anaérobiose.

Pour mieux analyser ce phénomène, nous avons calculé les vitesses d'action des différentes températures d'après la formule : $V = \frac{1}{D} \times 1\,000$, dans laquelle D représente la durée minimum de séjour efficace exprimée en jours. Le tableau 38 donne les valeurs de ces vitesses.

TABLEAU 38

Valeurs des vitesses d'action des températures pour les prélèvements effectués pendant la phase de dormance en conditions d'aérobiose — Cycle végétatif 1961-1962

Température de traitement	Date de prélèvement		
	1er septembre	1er octobre	2 novembre
1° C	36	42	59
5° C	47	59	71
50° C	48 000	96 000	288 000
60° C	480 000	720 000	2 880 000

La disproportion entre les vitesses de 1 et 5° C d'une part, et 50 et 60° C d'autre part, apparaît très nettement sur ce tableau. Sur la figure 32 nous avons représenté

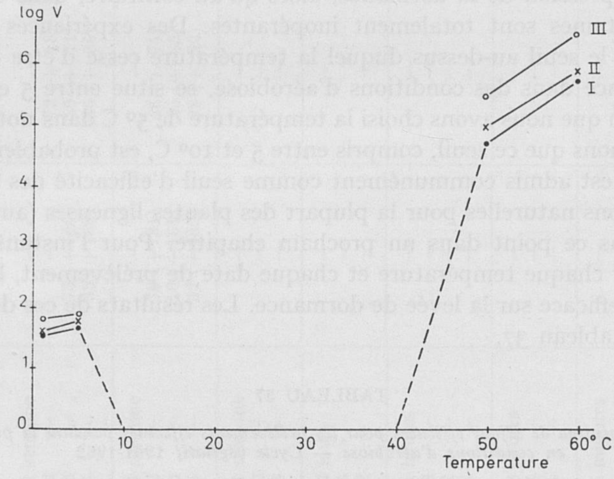


FIG. 32. — Variations des valeurs logarithmiques de la vitesse d'action de la température sur la levée de dormance en conditions d'aérobiose. I : Prélèvement du 1er septembre. II : Prélèvement du 1er octobre. III : Prélèvement du 2 novembre.

graphiquement les valeurs logarithmiques de ces vitesses pour les trois dates de prélèvement. Il n'est pas possible de calculer l'ajustement à une courbe quelconque car nous ne disposons que de deux valeurs observées. De toute manière, nous constatons que la vitesse augmente du 1er au 3e prélèvement pour chaque température de trai-

tement. Cette augmentation est toujours faible et inférieure à 100 % dans le cas des températures de 1 et 5° C. Elle est par contre plus élevée pour les températures de 50 et 60° C (de 200 à 400 %).

Remarquons également que la vitesse d'action augmente avec la température comme le montrent les rapports des vitesses figurant au tableau 39.

TABLEAU 39

Rapport des vitesses d'action des températures en conditions d'aérobiose — Cycle végétatif 1961-1962

Température de traitement	Date de prélèvement		
	1er septembre	1er octobre	2 novembre
Vitesse à 5° C / Vitesse à 1° C	1,305	1,405	1,203
Vitesse à 60° C / Vitesse à 50° C	10,0	7,5	10,0

Ces rapports sont des Q 10 de valeur très élevée dans le cas des températures de 50 et 60° C. Ce ne sont pas des Q 10 pour les températures de 5 et 1° C. Toutefois, ils nous indiquent que la vitesse d'action sur la levée de dormance croît de façon non négligeable entre 1 et 5° C.

4) *Conclusion*

Nous venons de montrer que, dans des conditions d'aérobiose, certaines températures sont efficaces pour supprimer la dormance de bourgeons prélevés pendant la phase de dormance. Ces températures efficaces sont réparties dans deux zones :

1) La première est une zone de températures basses, supérieures à 0° C et inférieures à un seuil compris entre 5 et 10° C. Ces températures ont une vitesse d'action faible puisqu'elles n'agissent qu'après une durée de séjour variant de 14 à 28 jours suivant l'intensité de l'état de dormance. Dans cette zone, la vitesse d'action croît avec la température.

2) La deuxième est une zone de hautes températures. Le seuil inférieur de cette zone est compris entre 40 et 50° C et le seuil supérieur ne doit pas dépasser 60° C. Ces températures hautes sont caractérisées par des vitesses d'action considérables par rapport à celles des températures basses. Elles provoquent une levée de dormance après des durées de séjour très courtes allant de 0,5 à 30 minutes. Dans cette zone, la vitesse d'action croît également avec la température.

Les températures intermédiaires entre ces deux zones se sont révélées inefficaces sur la levée de dormance, quelle que soit la durée du séjour. Nous pouvons donc admettre que, dans des conditions d'aérobiose, elles ne provoquent aucun effet tendant à supprimer l'état de dormance. Il semble même qu'elles accentuent au contraire cet état de dormance en retardant le débourrement. Mais ce dernier point n'est pas absolument démontré. Nous reprendrons ultérieurement toutes ces conclusions pour les discuter à la lumière de résultats nouveaux.

C. — COMPARAISON DE L'ACTION DE LA TEMPÉRATURE EN CONDITIONS D'AÉROBIOSE ET D'ANAÉROBIOSE

Nous venons d'établir successivement les lois d'action de la température sur la levée de dormance dans des conditions d'anaérobiose et dans des conditions d'aérobiose. Nous avons montré que certaines températures étaient efficaces quelles que soient les conditions de vie des tissus pendant le traitement. Il s'agit des températures basses et des températures hautes actives en milieu aérobie. Il est intéressant de comparer l'action sur la levée de dormance de ces différentes températures suivant les conditions de vie (aérobiose et anaérobiose). Pour établir cette comparaison nous allons examiner le tableau 40 qui indique les valeurs des vitesses d'action pour les prélèvements de la phase de dormance du cycle végétatif 1961-1962.

TABLEAU 40

Valeurs des vitesses d'action des températures dans des conditions d'aérobiose et d'anaérobiose. Phase de dormance du cycle 1961-1962

Température de traitement	Date de prélèvement					
	1er septembre		1er octobre		2 novembre	
	Aérobiose	Anaérobiose	Aérobiose	Anaérobiose	Aérobiose	Anaérobiose
1° C	36	47	42	59	59	91
5° C	47	—	59	—	71	—
50° C	48 000	48 000	96 000	96 000	288 000	288 000
60° C	480 000	480 000	720 000	720 000	2 880 000	2 880 000

Il manque sur ce tableau les vitesses d'action en aérobiose pour la température de 5° C. Deux remarques sont à faire sur l'ensemble de ces résultats :

1) Pour la température de 1° C, la vitesse d'action, en conditions d'anaérobiose, est toujours supérieure à celle qui est observée en conditions d'aérobiose. Le rapport des vitesses $\frac{\text{V (Anaérobiose)}}{\text{V (Aérobiose)}}$ est de 1,305 pour le prélèvement du 1er septembre, 1,405 pour celui du 1er octobre, 1,542 pour celui du 2 novembre. Il semble que ce rapport augmente du 1er au 3e prélèvement.

2) Pour les températures de 50 et 60° C, les vitesses, en conditions d'aérobiose, sont les mêmes qu'en conditions d'anaérobiose.

Ces deux remarques permettent de tirer un certain nombre de conclusions sur l'action de la température. Aux températures basses, comprises entre 0° C et un seuil situé entre 5 et 10° C, la dormance est supprimée après une durée de séjour plus courte en conditions d'anaérobiose qu'en conditions d'aérobiose. L'anaérobiose accélère donc le processus de levée de dormance aux températures basses. Cette accélération est un phénomène de la plus haute importance, que nous avons eu l'occasion de vérifier à maintes reprises dans des expériences qui ne sont pas rapportées ici. En d'autres termes, l'effet des températures basses est réalisé plus rapidement et la dormance est par suite levée au bout d'un temps plus court, si les tissus dormants sont soumis à des

conditions d'anaérobiose. Nous reviendrons sur cette conclusion dans un chapitre ultérieur en envisageant les répercussions de l'anaérobiose sur le métabolisme respiratoire des tissus.

Pour les températures de 50 et 60° C, la conclusion que nous venons de formuler n'est plus valable. A ces températures-là en effet, les conditions du traitement ne jouent aucun rôle et la vitesse d'action est la même en conditions d'aérobiose et en conditions d'anaérobiose. Cette conclusion renforce l'hypothèse que nous avons émise sur le changement du mode d'action de la température entre 40 et 50° C. A partir de ce seuil en effet, les modifications du métabolisme respiratoire en cours de traitement ne semblent pas influer sur l'action de la température puisque la vitesse d'action reste la même quelles que soient ces modifications. C'est une raison supplémentaire pour supposer que ces températures hautes agissent en déterminant une transformation de la structure physique du protoplasme qui conduit, par un processus encore ignoré, à une suppression de l'état de dormance dans les bourgeons.

En conclusion, nous retiendrons que *les températures basses, inférieures à un seuil compris entre* 5 *et* 10° *C, suppriment la dormance au bout d'une durée de séjour plus courte en conditions d'anaérobiose qu'en conditions d'aérobiose. Au contraire, les températures hautes, supérieures à un seuil situé entre* 40 *et* 50° *C et inférieures ou égales à* 60° *C produisent le même effet de levée de dormance en conditions d'anaérobiose et en conditions d'aérobiose.*

III. — Conclusion générale sur l'action des agents physiques

Tout au long de ce chapitre, nous avons mis en évidence l'action sur la suppression de la dormance de divers agents physiques, en insistant plus particulièrement sur l'aspect dynamique de cette action, c'est-à-dire, sur son évolution en fonction de l'intensité de l'état de dormance. Les nombreuses conclusions que nous avons retirées des expériences entreprises peuvent se résumer ainsi :

1) Les agents physiques (température, dessiccation, conditions d'anaérobiose) qui sont efficaces sur la levée de dormance produisent toujours un effet favorable sur des bourgeons prélevés pendant la phase de dormance. Cet effet cesse d'être significatif dès que la phase de post-dormance est atteinte. Il en est ainsi jusqu'au débourrement dans les conditions naturelles.

2) La dessiccation est un agent susceptible de supprimer la dormance si le pourcentage de perte en eau est suffisamment élevé (de l'ordre de 15 à 20 %). Si le pourcentage dépasse un seuil situé entre 20 et 25 %, les tissus sont tués. Puisque l'exposition de tissus végétaux à une température de 0° C provoque une déshydratation non négligeable, nous avons supposé que l'un des mécanismes par lesquels le froid lève la dormance dans les conditions naturelles pouvait faire intervenir la dessiccation. Cette hypothèse sera reprise et discutée dans un chapitre ultérieur.

3) Dans des conditions d'anaérobiose réalisées par immersion dans l'eau, la levée de dormance a été obtenue après des séjours variables à des températures comprises entre 1 et 40° C. La vitesse d'action de ces températures, qui est égale à l'inverse de la durée minimum de séjour efficace, obéit à une loi de nature exponentielle.

L'existence de cette loi donne à penser que le processus de levée de dormance est lié à des réactions biochimiques. Ces réactions, résultant de la perturbation du métabolisme respiratoire dans des conditions d'anaérobiose, sont de nature fermentaire, comme nous le montrerons en étudiant le métabolisme des bourgeons dans la troisième partie de ce mémoire.

4) Dans des conditions d'aérobiose réalisées sans dessiccation, la levée de dormance ne peut être obtenue qu'après exposition des bourgeons à des températures basses comprises entre 0° C et un seuil d'efficacité situé entre 5 et 10° C. Ces conditions sont celles qui, dans la nature, conduisent à une suppression de la dormance. Toutes les températures comprises entre ce seuil d'efficacité et un autre seuil situé entre 40 et 50° C sont totalement inopérantes sur des bourgeons placés dans des conditions d'aérobiose.

5) Les températures supérieures au seuil situé entre 40 et 50° C et inférieures ou égales à 60° C, ont une vitesse d'action sur la levée de dormance très élevée et leur efficacité est la même en conditions d'anaérobiose qu'en conditions d'aérobiose. Ces données permettent de supposer que le mécanisme d'action de ces températures est différent de celui des températures plus basses. Nous avons émis l'hypothèse que la levée de dormance était due à un processus mettant en jeu des modifications de la nature physique du protoplasme pendant le traitement.

6) Quels que soient les agents physiques utilisés, la durée minimum de séjour efficace décroît régulièrement au cours de la phase de dormance. Tout se passe comme si les exigences des bourgeons diminuaient en même temps que l'intensité de l'état de dormance. Cette diminution a pu être mesurée avec exactitude grâce aux prélèvements échelonnés effectués pendant la phase de dormance.

7) Dans la zone des basses températures, telle que nous l'avons définie plus haut, une exposition dans des conditions d'anaérobiose détermine la levée de dormance au bout d'une durée plus courte que dans des conditions d'aérobiose. En perturbant le métabolisme respiratoire des tissus on accélère donc la disparition de la dormance. Cette importante notion sera de nouveau envisagée au cours de l'étude du métabolisme des bourgeons et permettra d'émettre une hypothèse sur le mécanisme général de la levée de dormance.

CHAPITRE II

ACTION DES AGENTS CHIMIQUES

Nous venons d'exposer l'action des agents physiques sur la levée de dormance des bourgeons et cette étude nous a conduit à formuler quelques hypothèses sur le mécanisme physiologique de la suppression de la dormance. Pour mieux analyser ce mécanisme et confirmer ou infirmer ces hypothèses il nous a paru nécessaire d'entreprendre l'étude de quelques substances chimiques dont l'action sur la levée de dormance a été éprouvée sur d'autres espèces ou dont l'influence sur certains processus physiologiques est bien établie. Parmi ces agents de nature chimique, citons en premier lieu, la Rindite, dont l'action a été étudiée en détail dans la première partie. Les autres agents se répartissent en deux groupes. Le premier groupe comprend l'acide gibbérellique seul. Cette substance a été utilisée car, sur la plupart des plantes ligneuses, elle s'est révélée capable de lever la dormance. Le deuxième groupe comprend une série de substances dont la propriété commune est de perturber le métabolisme respiratoire en inhibant plus ou moins la respiration et en induisant une fermentation intracellulaire. Parmi ces produits figurent : le cyanure de potassium, le 2,4-dinitrophénol et l'azoture de sodium. Nous examinerons en détail l'action sur la levée de dormance de chacune de ces substances.

I. — Action de l'acide gibbérellique

L'acide gibbérellique a été utilisé avec succès pour lever la dormance de nombreuses espèces ligneuses, comme nous l'avons signalé dans la partie historique. Cependant, son action sur la Vigne n'a fait l'objet que de travaux fragmentaires. Nous avons pensé qu'une étude systématique de l'influence de l'acide gibbérellique sur des bourgeons prélevés à divers stades de dormance pouvait permettre, sinon d'élucider complètement le mécanisme de disparition de la dormance, du moins d'apporter des éléments nouveaux susceptibles d'en faire progresser la connaissance.

Les expériences réalisées avec l'acide gibbérellique consistent en des traitements de boutures prélevées tout au long d'un cycle végétatif. Ces traitements ont été entrepris dans le but de mettre en évidence, d'une part, les variations éventuelles de l'action de l'acide gibbérellique sur des bourgeons prélevés tout au long d'un cycle végétatif, d'autre part, l'influence de l'acide gibbérellique sur des bourgeons préalablement traités par la Rindite.

TABLEAU 41

Valeurs des DD 50, des écarts des DD 50 (en jours) et des pourcentages de débourrement après traitement par l'acide gibbérellique (cycle 1959-1960)

Date de prélèvement	Traitement	DD 50	Ecarts des DD 50 — Témoin AG 0-AG	Ecarts des DD 50 — Rindite AG 0-AG	Pourcentage de débourrement
15-IX	Témoin AG 0	109			95
	— AG 10	177	— 68		65
	— AG 100				20
	— AG 200				15
	Rindite AG 0	19			84
	— AG 10	21		2	96
	— AG 100	38		— 19	84
	— AG 200	—			20
15-X	Témoin AG 0	88			68
	— AG 10	97	— 9		64
	— AG 100	193	— 105		50
	— AG 200	—			20
	Rindite AG 0	23			90
	— AG 10	27		— 4	90
	— AG 100	62		— 39	60
	— AG 200	—			28
16-XI	Témoin AG 0	38			76
	— AG 10	68	— 30		72
	— AG 100	183	— 145		50
	— AG 200	—			46
	Rindite AG 0	20			90
	— AG 10	40		— 20	78
	— AG 100	—			30
	— AG 200	—			2
15-XII	Témoin AG 0	33			100
	— AG 10	39	— 6		88
	— AG 100	59	— 26		64
	— AG 200	—			28
	Rindite AG 0	24			92
	— AG 10	37		— 13	92
	— AG 100	59		— 35	50
	— GA 200	—			36
16-I	Témoin AG 0	19			98
	— AG 10	28	— 9		94
	— AG 100	56	— 37		58
	— AG 200	—			30
	Rindite AG 0	25			92
	— AG 10	40		— 15	70
	— AG 100	—			36
	— AG 200	—			16
15-II	Témoin AG 0	16			98
	— AG 10	21	— 5		72
	— AG 100	54	— 38		68
	— AG 200	—			30
	Rindite AG 0	18			84
	— AG 10	27		— 9	72
	— AG 100	—			12
	— AG 200	—			10
15-III	Témoin AG 0	6			94
	— AG 10	26	— 20		66
	— AG 100	26	— 20		66
	— AG 200	36	— 30		52
	Rindite AG 0	34			54
	— AG 10	34		0	54
	— AG 100	36		— 2	54
	— AG 200	36		— 2	50

1) *Méthode expérimentale*

Les prélèvements ont porté sur le cycle végétatif 1959-1960. Ils ont été effectués mensuellement à partir de l'entrée en dormance des bourgeons. Chaque lot est constitué de 50 boutures à un bourgeon, récoltées et échantillonnées comme il a été décrit plus haut. Le traitement s'effectue par immersion pendant 24 heures dans des solutions d'acide gibbérellique. Les doses employées sont les suivantes : 0, 10, 100, 200 mg par litre. Deux lots sont traités pour chaque dose : un lot Témoin, et un lot ayant préalablement subi un traitement de 48 heures par la Rindite en vue de supprimer la dormance. A la fin de la période d'immersion de 24 heures, tous les lots sont plantés à 20° C dans les conditions habituelles. La DD 50 de chaque lot est déterminée et les écarts des DD 50 (Témoin-traité) sont calculés pour chaque date de prélèvement.

2) *Résultats et observations*

Nous avons reporté sur le tableau 41 les valeurs des DD 50, des écarts des DD 50 et des pourcentages de débourrement.

Nous allons d'abord examiner les résultats concernant les lots Témoins, non traités préalablement par la Rindite, puis ceux concernant les lots ayant subi un traitement préalable par la Rindite. Nous ferons enfin quelques remarques sur le débourrement.

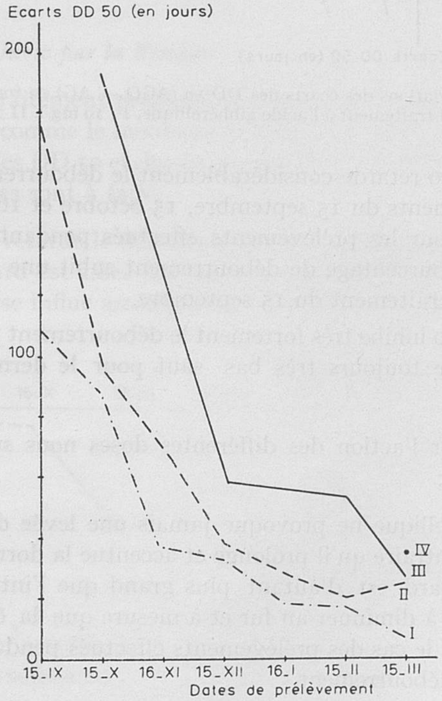


FIG. 33. — Variations des DD 50 en fonction des dates de prélèvement après un traitement à l'acide gibbérellique. I : 0 mg/l (Témoin). II : 10 mg/l. III : 100 mg/l. IV : 100 mg/l.

a) Sans traitement préalable par la Rindite (Témoin).

Plusieurs remarques sont à faire après l'examen du tableau 41 et des figures 33 et 34 qui représentent les variations des DD 50 et des écarts des DD 50 pour les divers prélèvements :

1) La dose AG 10 retarde le débourrement dans tous les cas. Ce retard est d'autant plus important que la dormance est plus intense. En effet pour le prélèvement du 15 septembre, l'écart des DD 50 atteint 68 et diminue ensuite pour les prélèvements suivants. La dose AG 10 réduit le pourcentage de débourrement qui reste toutefois compris entre 65 et 94.

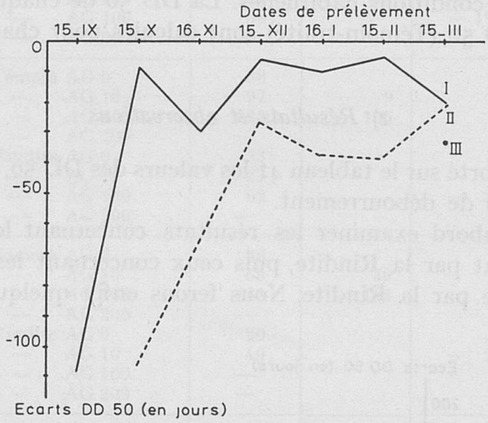


Fig. 34. — Variations des écarts des DD 50 (AGO — AG) en fonction des dates de prélèvement après un traitement à l'acide gibbérellique. I : 10 mg/l. II : 100 mg/l. III : 200 mg/l.

2) La dose AG 100 retarde considérablement le débourrement pendant la phase de dormance (prélèvements du 15 septembre, 15 octobre et 16 novembre). Ce retard devient plus réduit pour les prélèvements effectués pendant les phases suivantes. Dans tous les cas le pourcentage de débourrement subit une réduction très forte et s'abaisse à 20 pour le traitement du 15 septembre.

3) La dose AG 200 inhibe très fortement le débourrement puisque le pourcentage de débourrement reste toujours très bas sauf pour le dernier prélèvement où il atteint 50.

Ces remarques sur l'action des différentes doses nous suggèrent deux conclusions d'ordre général :

1) L'acide gibbérellique ne provoque jamais une levée de dormance des bourgeons. Il semble au contraire qu'il prolonge et accentue la dormance en retardant le débourrement. Ce retard est d'autant plus grand que l'intensité de la dormance est plus forte. Il tend à diminuer au fur et à mesure que la dormance s'atténue et reste assez faible dans le cas des prélèvements effectués pendant les phases de post-dormance et de pré-débourrement.

2) L'action retardatrice de l'acide gibbérellique sur le débourrement des bourgeons s'accroît en même temps que la dose du traitement. Cette action s'accompagne

d'une réduction du pourcentage de débourrement qui s'accentue elle aussi avec la dose employée. La dose de 200 mg par litre peut être considérée comme la dose limite entraînant le retard le plus grand et la réduction du pourcentage de débourrement la plus forte.

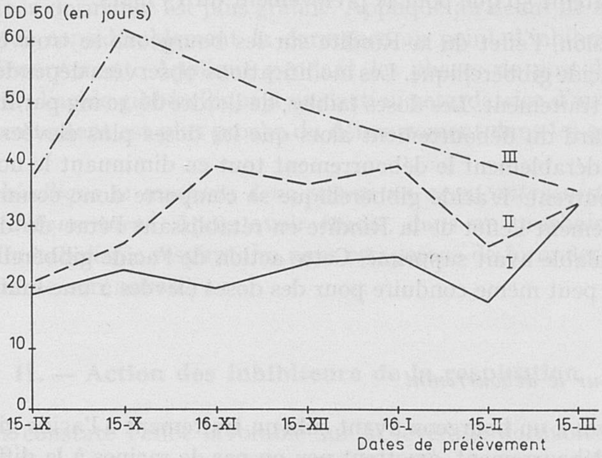


FIG. 35. — Variations des DD 50 en fonction des dates de prélèvement après un traitement par la Rindite suivi d'un traitement à l'acide gibbérellique. I : 0 mg/l. II : 10 mg/l. III : 100 mg/l.

b) Avec traitement préalable par la Rindite.

Dans le cas d'un traitement préalable des bourgeons par la Rindite, les résultats sont un peu différents comme le montrent le tableau 41 et les figures 35 et 36 représentant les variations des DD 50 et des écarts des DD 50 pour les divers prélèvements. Les remarques suivantes sont à faire :

1) La dose AG 10 retarde le débourrement par rapport au lot traité simplement par la Rindite. Ce retard est assez fluctuant puisqu'il varie de 0 à 20 jours selon les prélèvements. Cette dose influe assez peu sur le pourcentage du débourrement.

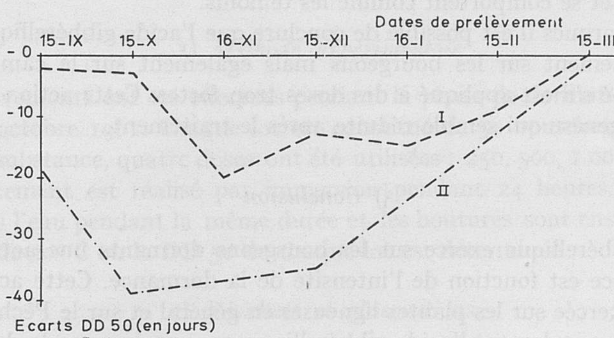


FIG. 36. — Variations des écarts des DD 50 (AGO — AG) en fonction des dates de prélèvement après un traitement par la Rindite suivi d'un traitement à l'acide gibbérellique. I : 10 mg/l. II : 100 mg/l.

2) La dose AG 10 par contre, provoque un retard du débourrement beaucoup plus important. Le traitement réduit également beaucoup plus le pourcentage de débourrement qui descend parfois au-dessous de 50.

3) La dose AG 200 accentue encore plus la réduction du pourcentage de débourrement qui n'atteint 50 que pour le prélèvement du 15 mars.

En conclusion, l'effet de la Rindite sur les bourgeons se trouve modifié par le traitement à l'acide gibbérellique. Les modifications observées dépendent de la dose et de l'époque du traitement. Les doses faibles, de l'ordre de 10 mg par litre, n'apportent qu'un léger retard du débourrement alors que les doses plus élevées (100 mg par l) retardent considérablement le débourrement tout en diminuant le nombre des bourgeons qui débourrent. L'acide gibbérellique se comporte donc comme un agent qui détruit partiellement l'effet de la Rindite en rétablissant l'état de dormance que le traitement préalable avait supprimé. Cette action de l'acide gibbérellique s'accentue avec la dose et peut même conduire pour des doses élevées à une inhibition totale du débourrement.

c) *Remarques sur le débourremnt.*

Les boutures à un bourgeon ayant subi un traitement à l'acide gibbérellique, qui a retardé leur débourrement, émettent peu ou pas de racines à la différence de celles qui n'ont subi aucun traitement. L'activité du cambium reste également très faible puisque des cals très réduits se forment à la base des boutures. Très souvent aucun cal n'est apparent. Cette activité cesse très rapidement si le débourrement ne se produit pas. Les boutures entrent alors dans une phase de latence plus ou moins longue pendant laquelle aucune manifestation extérieure de croissance n'apparaît. Cette phase se termine avec le débourrement qui survient au bout d'un temps plus ou moins long. Si le débourrement ne se produit pas après 3 ou 4 mois, les tissus commencent à se nécroser et meurent très rapidement.

La croissance de la pousse issue du bourgeon qui a débourré est toujours très lente et très faible pour les lots traités à 100 et 200 mg par litre. Souvent une seule feuille apparaît et se développe très lentement. Elle est toujours de forme anormale, comme à la suite d'un débourrement survenant après une levée de dormance incomplète. Les boutures traitées à la dose de 10 mg par litre ne présentent pas de croissance anormale et se comportent comme les témoins.

De ces remarques il est possible de conclure que l'acide gibbérellique exerce une action non seulement sur les bourgeons mais également sur le cambium dont il ralentit l'activité s'il est appliqué à des doses trop fortes. Cette action concerne également la rhizogenèse qui semble réduite après le traitement.

3) *Conclusion*

L'acide gibbérellique exerce sur les bourgeons dormants une action spécifique dont l'importance est fonction de l'intensité de la dormance. Cette action est différente de celle exercée sur les plantes ligneuses en général et sur le Pêcher en particulier. En effet, non seulement l'acide gibbérellique ne supprime pas la dormance, mais encore il semble qu'il la prolonge et accentue son intensité en retardant le débourrement. Pendant la phase de dormance, il tend à s'opposer à la levée de dormance et

retarde d'autant plus le débourrement qu'il est appliqué à une dose plus forte. Il s'oppose également à l'action de la Rindite puisque les bourgeons dont la dormance a été levée par cette substance ont un débourrement retardé s'ils sont traités ensuite à l'acide gibbérellique.

L'influence retardatrice de l'acide gibbérellique s'exerce d'autant plus fortement que l'intensité de la dormance est plus grande. Appliqué au début de la phase de dormance, il accentue considérablement la dormance au point d'inhiber presque complètement le débourrement. Appliqué pendant les phases de post-dormance et de pré-débourrement, l'acide gibbérellique a une action retardatrice d'autant plus faible que la date du traitement est plus proche du débourrement dans les conditions naturelles.

L'acide gibbérellique se comporte donc comme un agent antagoniste de la levée de dormance et du débourrement. Après avoir étudié, dans un prochain chapitre, son influence sur le métabolisme respiratoire nous essayerons de formuler une hypothèse sur le mécanisme de son action.

II. — Action des inhibiteurs de la respiration

Après avoir constaté l'effet favorable sur la levée de dormance de conditions d'anaérobiose réalisées par immersion dans l'eau ou par exposition dans une atmosphère d'azote, on est conduit tout naturellement à expérimenter des substances induisant une inhibition de la respiration. Ces substances sont très nombreuses et agissent chacune sur une réaction particulière de la chaîne respiratoire. Nous avons choisi le cyanure de potassium, le 2,4-dinitrophénol et l'azoture de sodium. Ces trois substances sont connues pour inhiber la respiration en agissant sur le cycle de KREBS. Le cyanure de potassium et l'azoture de sodium inhibent le fonctionnement de la cytochrome-oxydase en formant un complexe avec le fer qui entre dans sa composition. Le 2,4-dinitrophénol, dont le mécanisme d'action est encore inconnu, désaccouple le transfert d'électrons et la phosphorylation. Toutes ces substances, en perturbant le métabolisme respiratoire des tissus et en bloquant le cycle de KREBS induisent une fermentation intracellulaire.

Dans le but de déterminer l'action de ces inhibiteurs sur la dormance, nous avons entrepris une série d'expériences au cours du cycle végétatif 1961-1962.

1) *Méthode expérimentale*

Les prélèvements ont été effectués pendant la phase de dormance, le 1er septembre et le 1er octobre 1961. Chaque lot est constitué de 50 boutures à un bourgeon. Pour chaque substance, quatre doses ont été utilisées : 250, 500, 1 000, 2 000 mg par litre. Le traitement est réalisé par immersion pendant 24 heures. Le Témoin est immergé dans l'eau pendant la même durée et les boutures sont ensuite placées à la température de 20° C où la DD 50 de chaque lot est déterminée.

2) *Résultats et observations*

Les valeurs des DD 50 et des écarts des DD 50 (Témoin-traité) pour les différents traitements et prélèvements sont données sur le tableau 42.

TABLEAU 42

Valeurs des DD 50 et des écarts des DD 50 (en jours) après traitement par les inhibiteurs de respiration — Cycle végétatif 1961-1962

Substance	Dose (mg/l)	Date de prélèvement 1er septembre		1er octobre	
		DD 50	Ecarts des DD 50	DD 50	Ecarts des DD 50
	Témoin	201		120	
Cyanure de potassium	250	35	+ 166	45	+ 75
	500	24	+ 177	30	+ 90
	1 000	mort	—	mort	—
	2 000	mort	—	mort	—
Azoture de sodium	250	—	—	—	—
	500	30	+ 171	30	+ 90
	1 000	40	+ 161	31	+ 89
	2 000	mort	—	mort	—
2, 4 - Dinitrophénol	250	—	—	—	—
	500	150	+ 51	45	+ 75
	1 000	40	+ 161	35	+ 85
	2 000	mort	—	mort	—

Plusieurs remarques sont à faire après l'examen de ce tableau :

1) Le cyanure de potassium, l'azoture de sodium et le 2,4-dinitrophénol lèvent la dormance des bourgeons. Pour le cyanure de potassium, une dose de 250 mg/l est suffisante alors que pour les deux autres substances cette dose ne produit aucun effet. Il faut en effet des doses de 500 et 1 000 mg/l pour obtenir avec l'azoture de sodium une réponse efficace du traitement. Seule, la dose de 1 000 mg/l est vraiment active pour le dinitrophénol.

2) Pour le cyanure de potassium, les doses de 1 000 et 2 000 mg/l sont létales. Pour les deux autres substances, la létalité n'est obtenue qu'avec une dose de 2 000 mg/l.

3) *Conclusion*

Nous avons obtenu une levée de dormance après traitement des bourgeons par des inhibiteurs de la respiration (cyanure de potassium, dinitrophénol, azoture de sodium). Ces substances produisent donc le même effet qu'une exposition des bourgeons dans des conditions d'anaérobiose. Les perturbations du métabolisme respiratoire après immersion des tissus dans ces différents inhibiteurs semblent donc jouer un rôle essentiel dans le phénomène de levée de dormance. Elles seront étudiées dans un chapitre ultérieur.

III. — Conclusion générale sur l'action des agents chimiques

Les agents chimiques que nous avons utilisés se répartissent en deux groupes dont l'action sur la levée de dormance est opposée.

Le premier groupe est représenté par l'acide gibbérellique qui se comporte comme un inhibiteur du débourrement. Cette substance a en effet pour propriété d'accentuer l'intensité de la dormance en retardant le débourrement, même après un traitement préalable par la Rindite. Par suite, l'acide gibbérellique peut être considéré comme un antagoniste de la levée de dormance. Après avoir mis en évidence son influence sur le métabolisme respiratoire des bourgeons, nous essayerons de donner une interprétation du mode d'action de cette substance.

Le deuxième groupe est constitué par les substances inhibitrices de la respiration (cyanure de potassium, dinitrophénol et azoture de sodium) dont l'action sur la levée de dormance est efficace. Ces substances qui, tout en modifiant l'intensité respiratoire, déterminent l'apparition dans les tissus d'une fermentation intracellulaire, produisent le même effet sur les bourgeons dormants qu'une exposition dans des conditions d'anaérobiose. Ce résultat permet la mise en évidence, une fois de plus, du rôle favorable joué par la fermentation dans le phénomène de suppression de la dormance. A la lumière des données acquises après l'étude du métabolisme respiratoire, cette conclusion nous conduira à émettre une hypothèse sur le mécanisme complexe de la levée de dormance.

TROISIÈME PARTIE

ÉTUDE DES ÉCHANGES RESPIRATOIRES DES BOURGEONS LATENTS EN RELATION AVEC L'ÉTAT DE DORMANCE ET SA SUPPRESSION

L'étude de l'action des agents physiques et chimiques sur la dormance des bourgeons nous a permis d'établir le rôle principal joué par certains facteurs. Parmi ces facteurs figure notamment l'anaérobiose, réalisée soit par l'immersion dans l'eau, soit par l'exposition dans une atmosphère d'azote. Le rôle déterminant que tient l'anaérobiose dans le phénomène complexe de la levée de dormance fait tout naturellement ressortir l'importance de l'étude du métabolisme respiratoire des bourgeons. Nous avons donc entrepris cette étude qui porte sur trois points essentiels : les variations des échanges respiratoires des bourgeons isolés au cours du cycle végétatif, les variations des échanges respiratoires des boutures à un bourgeon, et enfin les modifications des échanges respiratoires provoquées par les agents de levée de dormance. Ces trois points constituent les trois chapitres dont nous allons maintenant aborder l'étude.

CHAPITRE PREMIER

VARIATIONS DES ÉCHANGES RESPIRATOIRES DES BOURGEONS ISOLÉS AU COURS DU CYCLE VÉGÉTATIF

Avant d'entreprendre l'étude des perturbations des échanges respiratoires des bourgeons en relation avec la levée de dormance, il importe de connaître avec précision le métabolisme normal des bourgeons tout au long du cycle végétatif, depuis leur formation sur le sarment jusqu'à leur débourrement l'année suivante dans les conditions naturelles. Nous déterminerons d'abord les variations de l'intensité respiratoire à une température constante de 25° C pour des bourgeons prélevés à des stades physiologiques différents. Puis nous établirons une loi d'action de la température sur l'intensité respiratoire des bourgeons.

I. — Variations à température constante de l'intensité respiratoire des bourgeons au cours du cycle végétatif.

1) *Méthode expérimentale*

Les mesures de l'intensité respiratoire ont porté, au cours du cycle 1961-1962, sur des bourgeons prélevés sur des plantes cultivées en plein champ. Sur chaque sarment nous n'avons récolté que les bourgeons de rang 1 à 10 à partir de la base. Seule la masse de tissus recouverte par les écailles a été retenue, aucun fragment de mérithalle n'adhérant au bourgeon. C'est à cette définition que répond l'expression bourgeon isolé que nous employons par opposition à bouture à un bourgeon. Les prélèvements ont eu lieu à intervalles plus ou moins réguliers depuis la formation des bourgeons en juin jusqu'au débourrement au printemps suivant. Les bourgeons ainsi récoltés sont groupés en lots de 10 et pesés avec exactit ude. Pour chaque prélèvement nous avons réalisé 3 répétitions de chacune 10 bourgeons.

La détermination de l'intensité respiratoire a été faite à la température de 25° C à l'aide de l'appareil de Warburg. Les fioles utilisées ont une contenance d'environ 20 ml. Les 10 bourgeons de chaque lot sont disposés dans une fiole contenant 0,2 ml de potasse à 20 %. La mesure de l'intensité respiratoire se fait à sec sans addition d'eau ou de solution tamponnée de glucose dans la fiole. La durée de chaque expérience est de 150 minutes et les lectures des dénivell ations manométriques sont faites toutes les 30 minutes.

2) *Résultats et observations*

Pour chaque fiole nous calculons la quantité d'oxygène absorbée en fonction de la dénivellation observée toutes les 30 minutes. Cette quantité est exprimée en microlitres pour 100 mg de matière fraîche. Nous avons délibérément choisi d'exprimer la consommation d'oxygène en fonction de la matière fraîche et non de la matière sèche. En effet la notion de matière fraîche nous paraît mieux en accord avec les phénomènes biologiques. Toutefois il est essentiel de connaître en même temps la teneur en eau des tissus et son évolution au cours du cycle végétatif.

a) *Teneur en eau des bourgeons.*

Nous avons déterminé les variations de la teneur en eau des 10 premiers bourgeons du sarment à partir de la base. Cette détermination a été faite par pesée après un séjour en étuve à 105° C jusqu'à poids constant (48 heures environ). Les résultats obtenus au cours du cycle 1961-1962 sont donnés par le tableau 43.

TABLEAU 43

Teneur en eau et en matière sèche des bourgeons latents (exprimée en mg pour 100 mg de matière fraîche)

Date de prélèvement	Teneur en eau	Teneur en matière sèche
12 juin	82,3	17,7
2 juillet	81,9	18,1
16 juillet	78,6	21,4
28 juillet	77,8	22,2
20 août	61,8	38,2
3 septembre	50,4	49,6
28 septembre	49,7	50,3
8 octobre	48,6	51,4
22 octobre	48,1	51,9
2 novembre	48,3	51,7
16 novembre	47,0	53,0
1er décembre	48,2	51,8
15 décembre	47,9	52,1
3 janvier	48,3	51,7
16 janvier	47,4	52,6
2 février	48,6	51,4
15 février	50,1	49,9
2 mars	50,2	49,8
16 mars	53,8	46,2
3 avril	71,0	29,0

Sur la figure 37 nous avons représenté les variations de la teneur en eau des bourgeons. Nous constatons que cette teneur en eau, très élevée pendant la phase de pré-dormance (juin et juillet), diminue ensuite très rapidement dès le début de la phase de dormance (août) et se stabilise en septembre autour de 48 %. Elle ne subit ensuite durant tout l'hiver que de très faibles variations et recommence à croître très légèrement peu de temps avant le débourrement (pendant la phase de pré-débourrement). Pour le prélèvement du 3 avril, qui a eu lieu le jour du débourrement, elle atteint 71 %. La connaissance de la teneur en eau et en matière sèche des

bourgeons au cours du cycle végétatif va nous permettre d'interpréter les variations de la consommation d'oxygène.

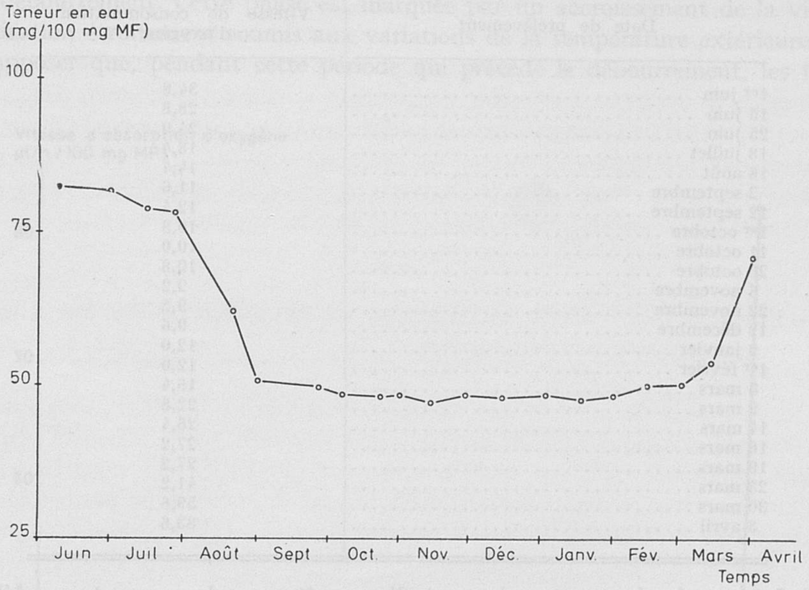


FIG. 37. — Variations de la teneur en eau des bourgeons latents, exprimée en milligrammes d'eau pour 100 milligrammes de matière fraîche (de juin 1961 à avril 1962).

b) *Variations de la consommation d'oxygène.*

La consommation d'oxygène, exprimée en microlitres pour 100 mg de matière fraîche, est donc calculée pour chaque fiole en fonction des dénivellations manométriques successives, observées toutes les 30 minutes pendant 150 minutes. On obtient ainsi pour chaque fiole une série de valeurs qui varient en fonction du temps d'une manière linéaire. Si l'on désigne par Q la quantité d'oxygène absorbée et par x le temps, on constate que Q et x sont reliés par l'équation du premier degré :

$$Q = bx + c$$

Nous avons calculé, pour chaque lot de bourgeons, le coefficient b ou vitesse d'absorption d'oxygène, qui peut s'exprimer en microlitres d'oxygène par heure pour 100 mg de matière fraîche. Tous les coefficients b calculés se sont révélés très largement significatifs. Nous avons fait la moyenne des 3 valeurs de b enregistrées pour les 3 répétitions de chaque prélèvement. Le tableau 44 indique, pour l'ensemble des prélèvements du cycle végétatif 1961-1962, les variations des coefficients b ainsi déterminés.

Ces variations sont représentées sur la figure 38.

Après l'examen de ce tableau, plusieurs remarques sont à faire :

1) Le coefficient b, qui représente la vitesse d'absorption d'oxygène exprimée en microlitres par heure pour 100 mg de matière fraîche, est une forme d'expression pratique de l'intensité respiratoire des tissus.

TABLEAU 44

Variations de la vitesse d'absorption d'oxygène (coefficient b) au cours du cycle végétatif 1961-1962

Date de prélèvement	Vitesse de consommation d'oxygène
1er juin	34,8
15 juin	28,8
25 juin	24,0
18 juillet	18,4
18 août	14,4
2 septembre	11,6
12 septembre	12,4
1er octobre	10,8
11 octobre	10,0
26 octobre	10,8
6 novembre	9,2
22 novembre	9,2
12 décembre	9,6
9 janvier	12,0
1er février	12,0
6 mars	16,4
9 mars	22,8
14 mars	26,4
16 mars	27,2
19 mars	27,2
23 mars	41,2
30 mars	59,6
3 avril	83,6

2) Lorsque les bourgeons viennent d'apparaître sur le sarment, au début du mois de juin, ils ont une activité respiratoire élevée, qui diminue ensuite rapidement durant la phase de pré-dormance.

3) Quand les bourgeons entrent en dormance, au mois d'août, leur intensité respiratoire est déjà réduite. Elle diminue au cours de la phase de dormance d'une manière lente et progressive. Un minimum est atteint vers le mois de novembre et se maintient jusqu'en janvier.

4) Pendant la phase de pré-débourrement l'intensité respiratoire augmente très vite. Cette augmentation est d'autant plus rapide que la température extérieure est plus élevée. Le palier observé entre le 14 et le 19 mars correspond à un abaissement de la température. Quelques jours avant le débourrement l'accroissement de l'intensité respiratoire est très rapide. La valeur de 83,6 est atteinte le jour même du débourrement.

5) Si l'intensité respiratoire avait été exprimée en fonction de la matière sèche au lieu de l'être en fonction de la matière fraîche, les variations n'auraient pas changé de sens. Seules les valeurs extrêmes du début et de la fin du cycle végétatif auraient été relativement plus élevées.

3) *Conclusion*

Ces différentes remarques sur les variations de la vitesse d'absorption d'oxygène tout au long d'un cycle végétatif permettent de dégager quelques conclusions sur l'activité métabolique des bourgeons. Nous constatons tout d'abord que *l'intensité respiratoire décroît rapidement pendant la phase de pré-dormance jusqu'au moment où la dormance apparaît dans les bourgeons.* A partir de ce moment-là, l'intensité respi-

ratoire ne subit qu'une très faible décroissance pendant la phase de dormance et atteint rapidement un palier. Ce palier, qui correspond à un minimum de l'intensité respiratoire, se maintient jusqu'au moment où les bourgeons entrent dans la phase de pré-débourrement. Cette phase est marquée par un accroissement de la vitesse de respiration étroitement soumis aux variations de la température extérieure. On peut supposer que, pendant cette période qui précède le débourrement, les tissus

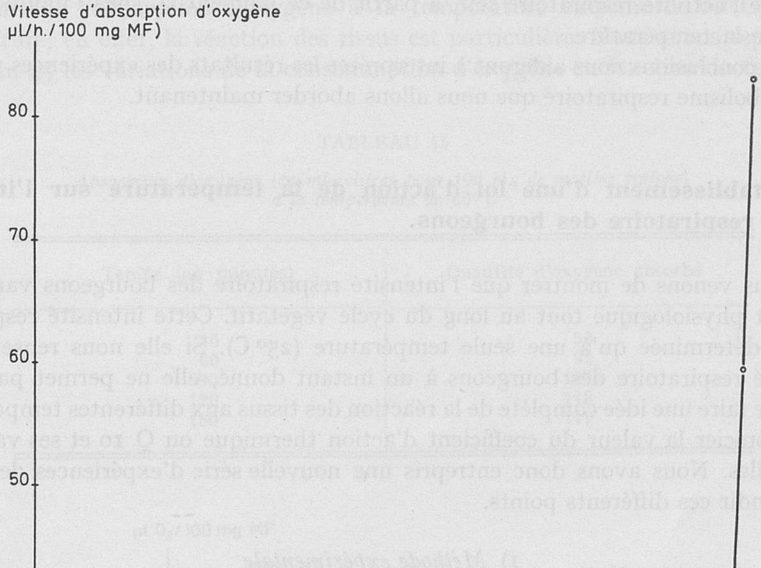


FIG. 38. — Variations du coefficient *b* (vitesse d'absorption d'oxygène, exprimée en microlitres par heure pour 100 mg. de matière fraîche) en fonction du temps (cycle végétatif 1961-1962).

méristématiques ont une activité importante et que l'intensité respiratoire croît avec l'augmentation du nombre de cellules néoformées dans les bourgeons.

Ainsi, nous constatons que le *minimum de l'intensité respiratoire des bourgeons correspond aux phases de dormance et de post-dormance.* Le passage de l'une à l'autre phase, qui représente une étape importante et coïncide avec la levée de dormance dans les conditions naturelles, n'est marqué par aucune modification de l'intensité respiratoire. Il semble donc, comme le montrent les résultats observés, que l'augmentation de l'activité respiratoire soit, à partir de ce moment-là, sous l'unique dépendance de la température.

Ces conclusions nous aideront à interpréter les résultats des expériences relatives au métabolisme respiratoire que nous allons aborder maintenant.

II. — Etablissement d'une loi d'action de la température sur l'intensité respiratoire des bourgeons.

Nous venons de montrer que l'intensité respiratoire des bourgeons varie selon leur état physiologique tout au long du cycle végétatif. Cette intensité respiratoire n'a été déterminée qu'à une seule température (25° C). Si elle nous renseigne sur l'activité respiratoire des bourgeons à un instant donné, elle ne permet pas toutefois de se faire une idée complète de la réaction des tissus aux différentes températures, ni d'apprécier la valeur du coefficient d'action thermique ou Q 10 et ses variations éventuelles. Nous avons donc entrepris une nouvelle série d'expériences destinée à approfondir ces différents points.

1) *Méthode expérimentale*

La méthode expérimentale suivie a été la même que celle que nous avons décrite dans la première partie de ce chapitre en ce qui concerne le mode de prélèvement des bourgeons et la détermination de l'intensité respiratoire par l'appareil de WARBURG. Les températures de respiration utilisées sont les suivantes : 1, 6, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45, 50, 55, 60° C. La réalisation des mesures pour chaque température demandant une journée, l'ensemble des déterminations pour toute la série de températures a duré environ deux semaines. Nous supposons donc que, pendant cet intervalle de temps, les bourgeons n'ont pas subi de modifications physiologiques susceptibles d'influer sur leur réaction aux différentes températures. Pour des raisons d'ordre pratique nous n'avons pu effectuer que 3 séries de mesures à 3 stades différents : une série du 1er au 15 septembre 1961 pendant la phase de dormance, une série du 15 novembre au 1er décembre 1961 pendant la phase de post-dormance et enfin une série du 5 au 20 février 1962 pendant la phase de pré-débourrement. Ces trois stades, correspondant chacun à une phase du cycle végétatif, ont été choisis de façon à permettre la mise en évidence de différences éventuelles entre des bourgeons dont l'état physiologique est différent.

2) *Résultats et observations*

La consommation d'oxygène a été, comme précédemment, exprimée en microlitres pour 100 mg de matière fraîche. Chaque valeur correspond à la moyenne de

3 fioles contenant chacune 300 mg de bourgeons. Ainsi, pour chaque température, nous avons 5 valeurs qui représentent les consommations d'oxygène mesurées toutes les 30 minutes pendant 150 minutes. La variation de ces différentes valeurs en fonction du temps est linéaire, comme nous l'avons déjà montré. Il est donc possible de calculer pour chaque température la pente de la droite ou vitesse d'absorption d'oxygène. L'ajustement à une droite est très largement significatif dans tous les cas.

Cependant, avant de donner les résultats de ces calculs, il convient de faire une remarque sur l'absorption d'oxygène à la température extrême de 60° C. A cette température, en effet, la réaction des tissus est particulière. Nous avons reporté sur le tableau 45 les variations de la consommation d'oxygène en fonction du temps.

TABLEAU 45

Absorption d'oxygène (en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) à la température de 60° C

Temps (en minutes)	Quantité d'oxygène absorbé
30	58
60	92
90	107
120	118
150	119

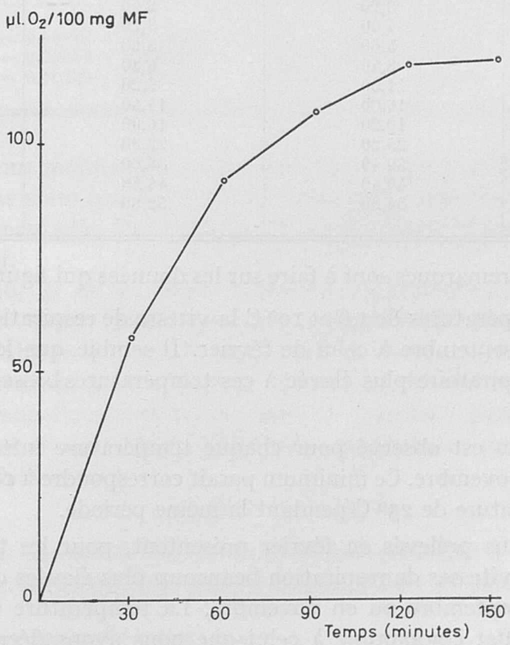


FIG. 39. — Variations de l'absorption d'oxygène (exprimée en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) en fonction du temps (en minutes) à la température de 60° C.

La variation de l'absorption d'oxygène n'est donc pas linéaire comme le montre la figure 39. Après un accroissement rapide pendant 60 minutes, l'intensité respiratoire diminue et tend vers 0 au bout de 150 minutes. On peut supposer que cet arrêt des échanges respiratoires est dû à l'altération des systèmes enzymatiques sous l'action de la température. Les températures de 45, 50 et 55° C sont considérées généralement comme néfastes aux tissus végétaux par suite de leur action sur la structure du protoplasme et sur les protéines qui entrent dans la composition des enzymes. Cependant cet effet destructeur ne se manifeste qu'après une exposition plus ou moins longue des tissus aux températures considérées comme létales. Dans le cas qui nous occupe nous n'avons pas noté de ralentissement de l'intensité respiratoire au bout de 150 minutes pour les températures de 45, 50 et 55° C. Nous considérons donc que les résultats obtenus dans ces conditions sont valables en faisant toutefois ressortir que cette validité ne concerne que la durée des expériences réalisées.

Les valeurs des vitesses d'absorption d'oxygène, qui ne sont autres que les coefficients *b* ou pentes des droites calculées pour chaque température et chaque prélèvement, figurent sur le tableau 46.

TABLEAU 46

Vitesses d'absorption d'oxygène

(*Exprimées en microlitres par heure pour 100 mg de matière fraîche*)

Température de respiration	Prélèvement de septembre	Prélèvement de novembre	Prélèvement de février
1° C	2,80	1,60	1,20
6° C	3,20	2,40	1,60
10° C	4,00	3,20	2,80
15° C	5,60	3,60	5,20
20° C	8,40	6,80	8,00
25° C	11,60	9,20	12,40
30° C	16,00	14,40	18,00
35° C	19,20	16,00	25,20
40° C	25,20	22,80	35,20
45° C	30,40	33,60	48,00
50° C	40,40	44,80	64,00
55° C	54,80	52,80	—

De nombreuses remarques sont à faire sur les données qui figurent sur ce tableau :

1) Pour les températures de 1,6 et 10° C la vitesse de respiration va en diminuant du prélèvement de septembre à celui de février. Il semble que les tissus dormants ont une activité respiratoire plus élevée à ces températures basses que les tissus non dormants.

2) Un minimum est observé pour chaque température inférieure à 45° C lors du prélèvement de novembre. Ce minimum paraît correspondre à celui que nous avons observé à la température de 25° C pendant la même période.

3) Les bourgeons prélevés en février présentent, pour les températures supérieures à 25° C, des vitesses de respiration beaucoup plus élevées que celles des bourgeons prélevés en septembre ou en novembre. La température de 55° C produit à ce moment-là un effet comparable à celui que nous avons décrit pour 60° C : les bourgeons s'arrêtent de respirer au bout de 120 minutes environ. Les tissus semblent donc à ce moment-là beaucoup plus sensibles aux températures élevées.

Etablissement d'une loi d'action de la température.

Nous avons essayé de déterminer la loi selon laquelle varie l'intensité respiratoire en fonction de la température. Cette loi, pour les tissus végétaux en général, est de forme exponentielle. Si l'on désigne par V la vitesse de l'absorption d'oxygène et par t la température, l'équation est la suivante :

$$V = ab^t \quad (1)$$

Dans cette équation a et b sont des constantes. Par transformation logarithmique nous obtenons :

$$\log V = \log a + t \log b \quad (2)$$

L'équation est de la forme :

$$Y = AX + B$$

Nous allons donc tester l'ajustement à une droite des valeurs logarithmiques observées de la vitesse de respiration pour chacun des 3 prélèvements. Les résultats des calculs figurent sur le tableau 47.

TABLEAU 47

Courbes théoriques de variation des vitesses de respiration en fonction de la température

Epoque de prélèvement	Equation des valeurs logarithmiques	Equation de la courbe exponentielle	Valeur de t	Signification
Septembre ..	$\log V = 0{,}40187 + 0{,}02465\,t$	$V = 2{,}5227 \times 1{,}0584^t$	37,9	$S - P < 0{,}001$
Novembre...	$\log V = 0{,}20858 + 0{,}02879\,t$	$V = 1{,}6165 \times 1{,}0685^t$	33,9	$S - P < 0{,}001$
Février	$\log V = 0{,}10309 + 0{,}03609\,t$	$V = 1{,}2669 \times 1{,}0866^t$	23,7	$S - P < 0{,}001$

Ce tableau nous montre que toutes les valeurs logarithmiques peuvent s'ajuster à une droite et par suite que la vitesse de respiration varie avec la température suivant une loi exponentielle. Pour chacun des prélèvements l'ajustement est très nettement significatif.

Les figures 40, 41 et 42 représentent les courbes théoriques calculées et les valeurs observées. Nous remarquons, en examinant les équations exponentielles reportées sur le tableau 47, que les coefficients b, tels qu'ils sont définis par l'équation (1), augmentent du prélèvement de septembre à celui de février. Ces coefficients b, comme nous l'avons démontré dans la deuxième partie de ce mémoire à propos de la vitesse d'action de la température sur la levée de dormance, sont liés au Q 10 par la relation :

$$\log Q\,10 = 10 \log b$$

Cette relation nous permet de calculer le Q 10 correspondant à chaque courbe, c'est-à-dire à chaque prélèvement. Les valeurs calculées sont les suivantes :

Prélèvement de septembre	1,764
Prélèvement de novembre	1,940
Prélèvement de février	2,296

TABLEAU 48

Q 10 *calculés à partir des vitesses mesurées*

Ecarts des températures	Epoque du prélèvement		
	Septembre	Novembre	Février
1-10° C	1,428	2,000	2,333
6-15° C	1,750	1,500	3,250
10-20° C	2,100	2,125	2,857
15-25° C	2,072	2,555	2,385
20-30° C	1,905	2,118	2,250
25-35° C	1,655	1,739	2,032
30-40° C	1,575	1,583	1,956
35-45° C	1,583	2,100	1,905
40-50° C	1,603	1,965	1,818
45-55° C	1,803	1,571	—
Q 10 moyen observé	1,747	1,925	2,309
Q 10 calculé à partir de la courbe théorique	1,764	1,940	2,296

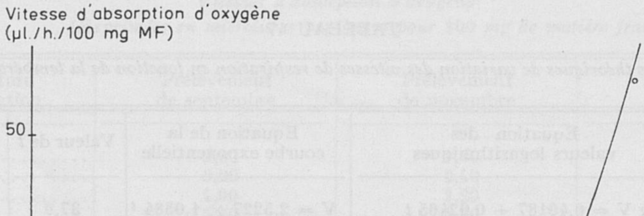


FIG. 40. — Variations de la vitesse d'absorption d'oxygène (exprimée en microlitres par heure pour 100 mg de matière fraîche) en fonction de la température (Prélèvement de septembre 1961). La courbe exponentielle est calculée à partir des valeurs logarithmiques de la vitesse.

Ces valeurs théoriques peuvent être confrontées avec les valeurs calculées pour chaque prélèvement à partir des vitesses mesurées. Nous avons déterminé le Q 10 correspondant à chaque écart de 10° C et calculé la moyenne arithmétique de tous les Q 10 d'un même prélèvement. Par approximation, nous avons déterminé les Q 10 entre 1 et 10° C et entre 6 et 15° C, bien que les écarts dans ces cas-là soient de 9 et non de 10° C. Les résultats de tous ces calculs sont reportés sur le tableau 48.

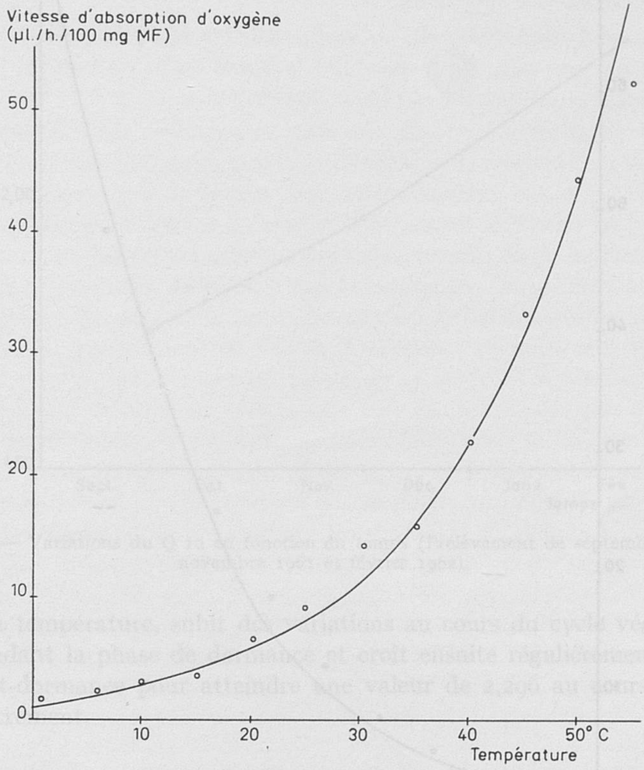


FIG. 41. — Variations de la vitesse d'absorption d'oxygène (exprimée en microlitres par heure pour 100 mg de matière fraîche) en fonction de la température (Prélèvement de novembre 1961). La courbe exponentielle est calculée à partir des valeurs logarithmiques de la vitesse.

Nous constatons que les valeurs du Q 10 moyen ainsi obtenues sont toujours très peu différentes de celles qui ont été calculées à partir de la courbe théorique.

Le Q 10 subit une augmentation importante, du prélèvement de septembre à celui de février, comme le montre la figure 43. Cet accroissement du Q 10 quand la dormance a disparu est une notion qui n'est pas sans intérêt. En effet, il correspond à une réaction différente des tissus à la température. Tout se passe comme si les tissus devenaient de plus en plus sensibles à une augmentation de température. La valeur de 2,296 atteinte par le Q 10 en février, pendant la phase de pré-débourrement, est du même ordre de grandeur que celle des réactions chimiques ordinaires alors que les

valeurs pour septembre et novembre sont nettement plus faibles. Pendant la phase de dormance les tissus réagissent moins bien à l'accroissement de la température que pendant la phase de post-dormance. C'est surtout pendant la phase de pré-débourrement qu'ils deviennent très sensibles et qu'ils réagissent d'une manière plus intense.

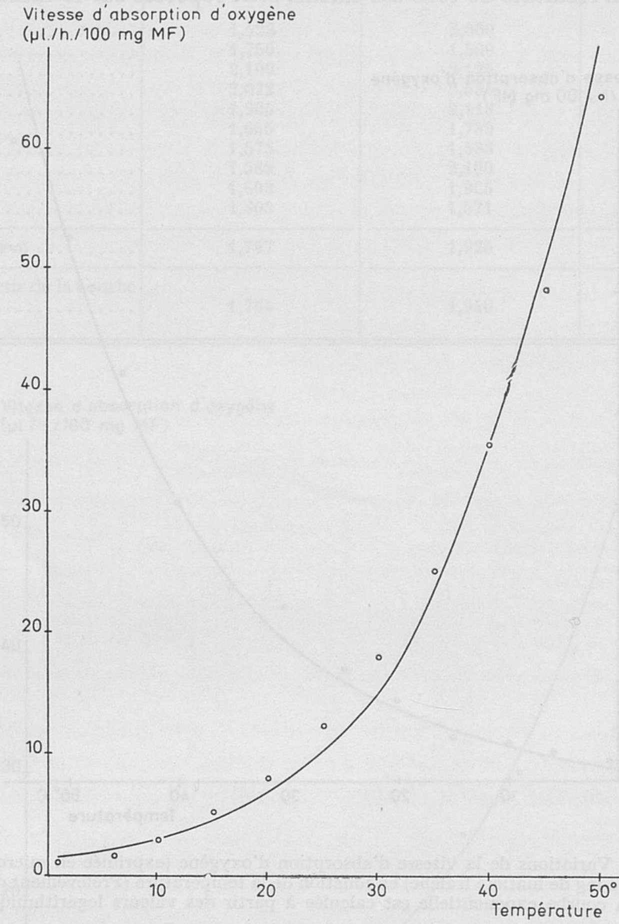


FIG. 42. — Variations de la vitesse d'absorption d'oxygène (exprimée en microlitres par heure pour 100 mg de matière fraîche) en fonction de la température (Prélèvement de février 1962). La courbe exponentielle est calculée à partir des valeurs logarithmiques de la vitesse.

Cette variation de la réaction à l'accroissement de température traduit d'une façon concrète les modifications des potentialités du métabolisme des tissus. En d'autres termes, l'augmentation du Q 10 correspond à un accroissement de l'activité enzymatique qui contrôle les phénomènes respiratoires. Il est intéressant de savoir que cette activité, faible pendant la dormance, s'accroît progressivement quand la dormance a disparu et atteint un niveau élevé peu de temps avant le débourrement.

3) *Conclusion*

Nous venons d'établir que *la vitesse de la respiration des bourgeons varie en fonction de la température selon une loi exponentielle.* Quel que soit l'état physiologique des tissus l'intensité respiratoire obéit à cette loi. Toutefois, le Q 10 ou coefficient

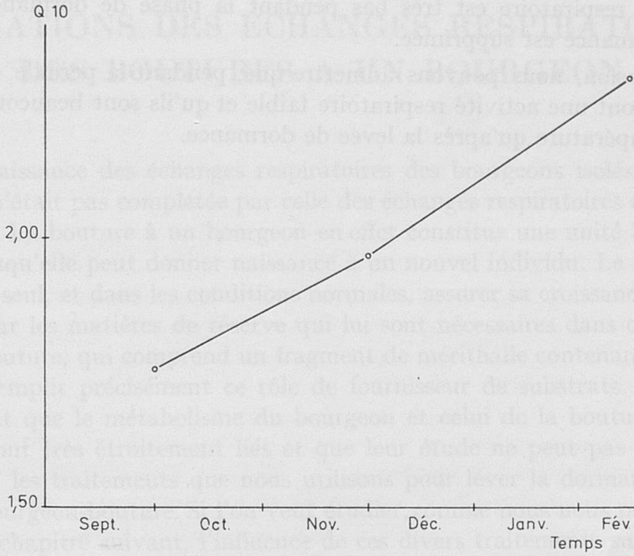


FIG. 43. — Variations du Q 10 en fonction du temps (Prélèvement de septembre 1961, novembre 1961 et février 1962).

d'action de la température, subit des variations au cours du cycle végétatif. Il est assez bas pendant la phase de dormance et croît ensuite régulièrement pendant la phase de post-dormance pour atteindre une valeur de 2,296 au cours de la phase de pré-débourrement.

III. — Conclusion

L'étude de l'activité respiratoire des bourgeons isolés nous a permis de dégager un certain nombre de conclusions d'ordre général sur les variations du métabolisme au cours du cycle végétatif.

1) L'intensité respiratoire des bourgeons décroît très rapidement dès qu'ils ont terminé leur formation sur les sarments. Cette décroissance se poursuit pendant toute la phase de pré-dormance.

2) Dès le début de la phase de dormance, l'intensité respiratoire continue à diminuer mais beaucoup plus lentement, et atteint en septembre une valeur très basse autour de laquelle elle se stabilise durant toute la phase de post-dormance.

3) L'activité respiratoire ne semble s'accroître, pendant la phase de pré-débourrement, qu'à la suite de l'élévation de la température qui déclenche les processus de

multiplication cellulaire et de croissance. L'accroissement de l'intensité respiratoire est, à partir de ce moment-là, très rapide et se trouve lié à l'augmentation de la masse des tissus néoformés dans le bourgeon, elle-même sous la dépendance étroite de la température.

4) La variation de la vitesse de respiration en fonction de la température obéit à une loi de forme exponentielle. Le coefficient d'action de la température (Q 10) sur l'intensité respiratoire est très bas pendant la phase de dormance mais croît dès que la dormance est supprimée.

En conclusion, nous pouvons admettre que, pendant la période de dormance, les bourgeons ont une activité respiratoire faible et qu'ils sont beaucoup moins sensibles à la température qu'après la levée de dormance.

CHAPITRE II

VARIATIONS DES ÉCHANGES RESPIRATOIRES DES BOUTURES A UN BOURGEON

La connaissance des échanges respiratoires des bourgeons isolés serait insuffisante si elle n'était pas complétée par celle des échanges respiratoires des boutures à un bourgeon. La bouture à un bourgeon en effet constitue une unité biologique élémentaire puisqu'elle peut donner naissance à un nouvel individu. Le bourgeon isolé ne peut à lui seul, et dans les conditions normales, assurer sa croissance et son développement, car les matières de réserve qui lui sont nécessaires dans ce but lui font défaut. La bouture, qui comprend un fragment de mérithalle contenant des matières de réserve, remplit précisément ce rôle de fournisseur de substrats. On comprend donc aisément que le métabolisme du bourgeon et celui de la bouture qui lui sert de support sont très étroitement liés et que leur étude ne peut pas être dissociée. D'autre part, les traitements que nous utilisons pour lever la dormance sont subis par l'unité bourgeon-bouture. Si l'on veut étudier, comme nous nous proposons de le faire dans le chapitre suivant, l'influence de ces divers traitements sur les échanges respiratoires des tissus, il faut connaître au préalable le métabolisme normal de l'unité bourgeon-bouture. C'est donc à l'étude des échanges respiratoires des boutures à un bourgeon que va être consacré ce chapitre. Nous envisagerons, dans une première partie, la détermination de l'influence de la longueur de la bouture sur l'intensité respiratoire, et dans une deuxième partie, les variations des échanges respiratoires en fonction de la température.

I. — Influence de la longueur de la bouture sur l'intensité respiratoire.

La diffusion de l'oxygène et du gaz carbonique dans les méats intercellulaires est d'autant plus lente et réduite que l'épaisseur des tissus est plus grande. L'intensité respiratoire est par conséquent diminuée dans de fortes proportions quand le volume des organes s'accroît. Cette notion d'épaisseur des tissus, qui n'intervient pas pour des bourgeons isolés dont les dimensions ne dépassent pas 4 à 5 millimètres, revêt au contraire une grande importance dans le cas de boutures qui ont des dimensions très supérieures. La forme des boutures est approximativement celle d'un cylindre. En supposant constant le diamètre de la bouture, l'intensité respiratoire par unité de poids doit varier quand la longueur augmente puisque les surfaces par lesquelles s'effectuent les échanges gazeux sont modifiées. Il est important de déterminer l'influence de la section sur l'intensité respiratoire ; de même, il est utile de déterminer la longueur à partir de laquelle l'intensité respiratoire par unité de poids ne subit plus de variations sensibles. Tous ces points vont être envisagés successivement.

1) *Méthode expérimentale*

Trois séries d'expériences ont été réalisées en vue de déterminer :

a) *L'influence de la surface de la section sur l'intensité respiratoire des boutures à un bourgeon.*

Des boutures à un bourgeon, de 2 cm de longueur et présentant un diamètre de 7 à 8 mm, ont été prélevées pendant la phase de dormance (octobre 1961). Les unes ont été placées telles quelles dans des fioles de WARBURG, les autres ont eu leurs deux extrémités obturées à l'aide d'un bouchon de verre maintenu par un tuyau en matière plastique. Une couche de lanoline a été appliquée entre l'extrémité et le bouchon de verre pour améliorer l'étanchéité et interdire le passage des gaz (fig. 44).

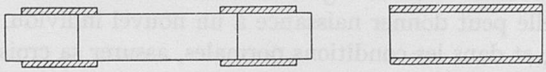


FIG. 44. — A *gauche*, mérithalle obturé à ses deux extrémités par un bouchon maintenu par un tuyau en matière plastique. A *droite*, mérithalle recouvert par un tuyau en matière plastique avec ses deux extrémités libres.

Les boutures ainsi préparées ne peuvent avoir d'échanges gazeux qu'à travers l'écorce et le bourgeon qui restent au contact de l'air libre. Chaque bouture est disposée dans une grande fiole de WARBURG de 36 ml environ. Les répétitions sont au nombre de 3. L'intensité respiratoire est mesurée pendant plusieurs jours à la température de 20° C. Nous avons apporté ici une modification à la méthode habituelle dans laquelle le liquide de BRODIE est utilisé dans les manomètres. Nous avons remplacé ce liquide par du mercure, ce qui permet de prolonger la durée de l'expérience pendant plusieurs jours. Pour éviter une trop forte diminution de la teneur en oxygène, les fioles sont démontées toutes les 48 heures et l'atmosphère est renouvelée par un courant d'air. Cette opération terminée, les fioles sont remontées sur les manomètres et l'expérience peut se poursuivre. Les lectures des dénivellations sont faites 1 ou 2 fois par jour. L'emploi du mercure à la place du liquide de BRODIE permet donc de réaliser des expériences de longue durée et de déterminer avec beaucoup plus de précision l'intensité respiratoire des tissus volumineux.

b) *L'influence de la surface des sections transversales sur l'intensité respiratoire des mérithalles.*

L'expérience précédente nous renseigne sur l'influence de la surface de l'écorce et du bourgeon sur l'intensité respiratoire des boutures à un bourgeon. Pour connaître l'influence de la surface de l'écorce seule il faut utiliser une bouture sans bourgeon, c'est-à-dire un mérithalle. Dans ce but, nous avons, pendant la phase de dormance, prélevé des mérithalles d'une longueur de 2 cm et d'un diamètre de 7 à 8 mm. Trois lots sont réalisés. Le premier est composé de mérithalles seuls. Le second lot comprend des mérithalles dont les sections sont obturées de la même façon que la bouture à un bourgeon. Le troisième lot, enfin, est destiné à mesurer l'intensité respiratoire des mérithalles dont seules les sections transversales sont au contact de l'air.

Dans ce cas, les mérithalles sont complètement recouverts d'un tuyau en matière plastique qui ne laisse apparaître que les deux sections transversales. Une couche de lanoline étalée entre le tuyau et le mérithalle assure une bonne étanchéité (fig. 44). Ces différents lots ainsi préparés sont placés dans des fioles de WARBURG à raison d'un mérithalle par fiole. Les mesures de l'intensité respiratoire sont faites dans les mêmes conditions que pour l'expérience précédente.

c) *L'influence de la longueur du mérithalle sur l'intensité respiratoire par unité de poids.*

Après avoir étudié l'influence de la surface de l'écorce, de la surface du bourgeon et de la surface des sections transversales sur l'intensité respiratoire, nous avons cherché à déterminer la variation de l'intensité respiratoire en fonction de la longueur du mérithalle. Pour cela, des mérithalles d'un diamètre de 7 à 8 mm ont été fragmentés en morceaux de 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 cm de longueur. Nous n'avons pas pu dépasser la longueur de 9 cm car les dimensions des fioles de WARBURG dont nous disposions ne le permettaient pas. Ces mérithalles ont par suite été placés individuellement dans des fioles d'une contenance de 36 ml environ. La détermination de l'intensité respiratoire a été faite à 20° C dans les conditions précédemment décrites. Pour chaque longueur de mérithalle, 3 répétitions ont été faites.

2) *Résultats et observations*

Nous exposerons successivement les résultats obtenus pour chacune des expériences entreprises.

a) *Influence de la surface de la section sur l'intensité respiratoire des boutures à un bourgeon.*

L'intensité respiratoire a été exprimée en microlitres pour 100 mg de matière fraîche. Les résultats enregistrés figurent sur le tableau 49. Chaque valeur est la moyenne de 3 répétitions. Les variations de l'intensité respiratoire en fonction du temps peuvent être ajustées à une droite dont la pente représente la vitesse de la respiration. Le tableau 50 donne les résultats de ces calculs. Toutes les droites sont très significatives.

Nous avons représenté sur la fig. 45 les variations de l'intensité respiratoire et les droites calculées. Pour comparer l'intensité respiratoire des 2 types de boutures, normales et obturées, il suffit de faire le rapport des pentes c'est-à-dire des vitesses.

TABLEAU 49

Variation de l'intensité respiratoire à 20° C (exprimée en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) dans le cas de boutures à un bourgeon normales et obturées

Temps (en heures)	Boutures obturées	Boutures normales
22	32	95
31	65	167
46	99	269
55	126	327
70	180	423
79	218	491

TABLEAU 50

Droites de régression de l'intensité respiratoire de boutures à un bourgeon normales et obturées sur le temps

Type de boutures	Equation de la droite	Valeur de t	Signification
Normales	$Y = -49{,}1 + 6{,}820\ X$	73,3	$S - P < 0{,}001$
Obturées	$Y = -39{,}6 + 3{,}161\ X$	20,9	$S - P < 0{,}001$

Ce rapport est égal à 0,463. L'intensité respiratoire des boutures obturées est par suite égale à 46,3 % de celle des boutures normales. Le simple fait d'obturer les 2 sections transversales de la bouture conduit donc à une réduction importante de l'absorption d'oxygène.

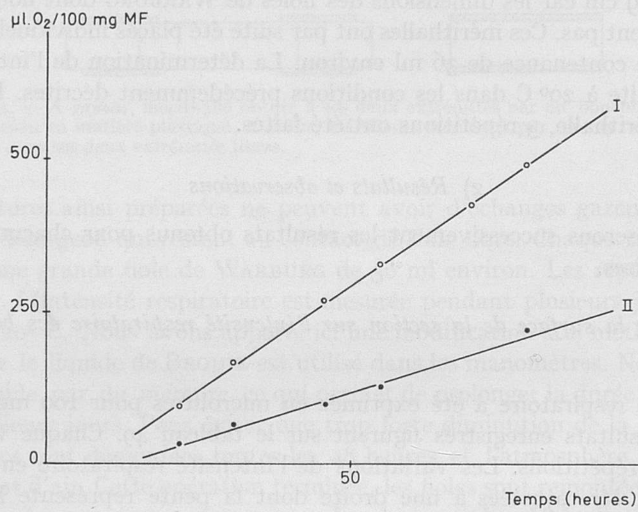


FIG. 45. — Variations de l'absorption d'oxygène (exprimée en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) en fonction du temps (en heures) à la température de 20° C. Les droites sont calculées à partir des valeurs observées. I : bouture à un bourgeon normale. II : bouture à un bourgeon obturée.

TABLEAU 51

Variation de l'intensité respiratoire à 20° C (*exprimée en microlitres pour* 100 mg *de matière fraîche*) *dans le cas de mérithalles normaux, obturés et recouverts*

Temps (en heures)	Mérithalles normaux	Mérithalles obturés	Mérithalles recouverts
15			50
16	36	9	
24			105
25	127	46	
39			238
40	278	81	
49	379	105	
64	526	139	
87			568
112	1 005	246	

b) *Influence de la surface des sections transversales sur l'intensité respiratoire des mérithalles.*

Nous avons déterminé l'absorption d'oxygène pour chacun des types de boutures. Les résultats d'ensemble sont donnés par le tableau 51. Chaque valeur est la moyenne de 3 fioles.

Le décalage entre les temps d'observation noté sur ce tableau est dû au fait que les expériences n'ont pas été réalisées à la même date. Les variations de l'intensité respiratoire en fonction du temps sont linéaires comme le montrent les résultats figurant sur le tableau 52. La figure 46 représente ces variations.

TABLEAU 52

Droites de régression de l'intensité respiratoire des mérithalles normaux, obturés et recouverts sur le temps

Types de Mérithalles	Equation de la droite	Valeur de t	Signification
Normaux	Y = — 123,4 + 10,102 X	164,2	S — P < 0,001
Obturés.............	Y = — 18,1 + 2,400 X	24,7	S — P < 0,001
Recouverts	Y = — 58,7 + 7,237 X	31,4	S — P < 0,001

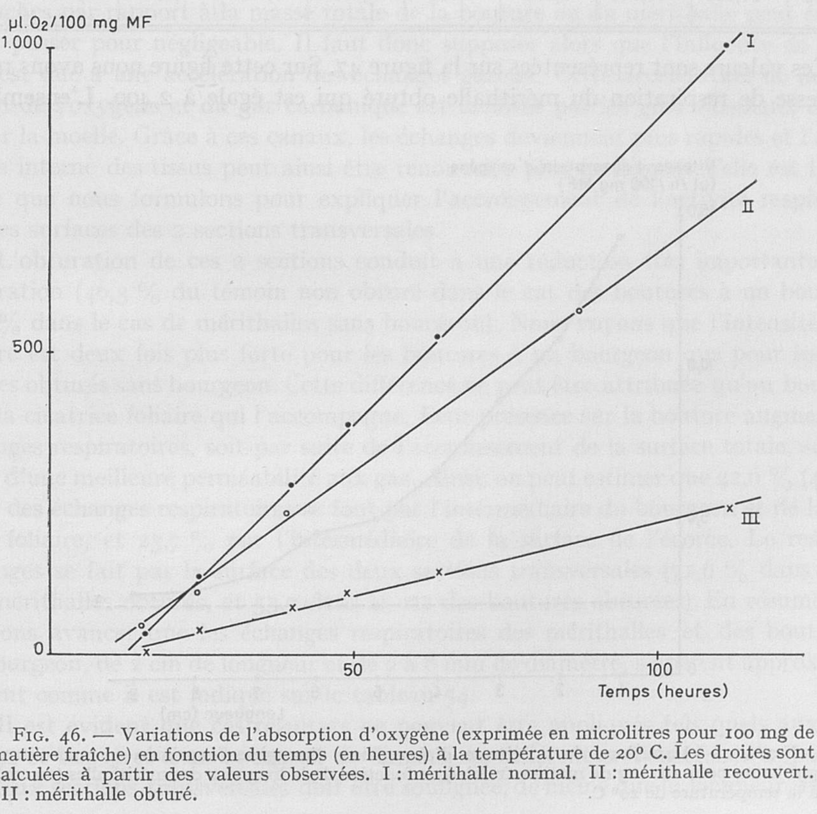


FIG. 46. — Variations de l'absorption d'oxygène (exprimée en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) en fonction du temps (en heures) à la température de 20° C. Les droites sont calculées à partir des valeurs observées. I : mérithalle normal. II : mérithalle recouvert. III : mérithalle obturé.

Toutes ces droites sont très largement significatives. Pour comparer les vitesses de respiration des 3 types de mérithalles, nous pouvons donc utiliser les pentes de ces droites. Par rapport aux mérithalles normaux, les mérithalles obturés présentent une intensité respiratoire de 23,7 % et les mérithalles recouverts de 71,6 %. La réduction de la respiration est donc beaucoup plus importante pour les obturés que pour les recouverts.

c) *Influence de la longueur du mérithalle sur l'intensité respiratoire par unité de poids.*

Pour chaque longueur de mérithalle nous avons calculé la quantité d'oxygène absorbée et l'intensité respiratoire, représentée par la pente des droites calculées. Toutes les droites sont significatives. Sur le tableau 53 nous n'avons figuré que les valeurs des pentes ou vitesses de respiration.

TABLEAU 53

Vitesses de respiration (exprimées en microlitres par heure pour 100 mg de matière fraîche) en fonction de la longueur des mérithalles

	Longueur des mérithalles (en cm)								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Vitesse	14,369	11,041	9,073	6,750	5,155	4,732	3,372	2,869	2,755

Ces valeurs sont représentées sur la figure 47. Sur cette figure nous avons reporté la vitesse de respiration du mérithalle obturé qui est égale à 2,400. L'ensemble de

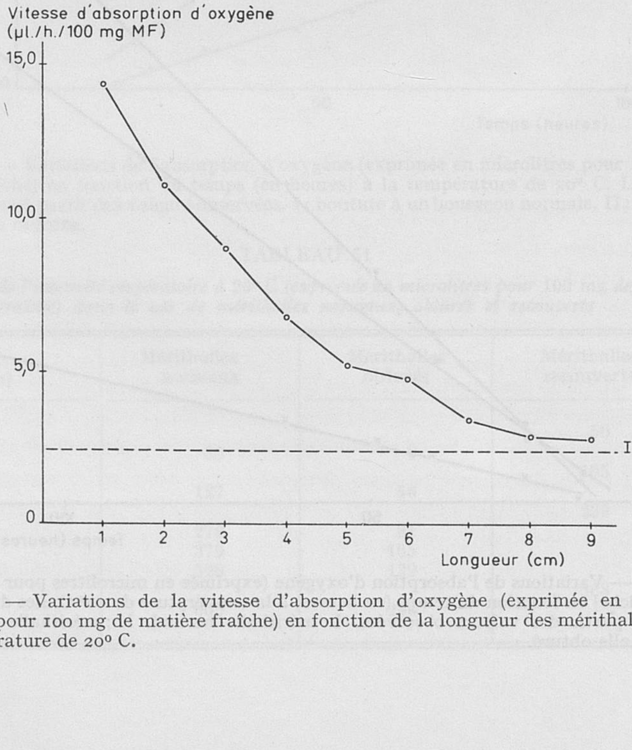


FIG. 47. — Variations de la vitesse d'absorption d'oxygène (exprimée en microlitres par heure pour 100 mg de matière fraîche) en fonction de la longueur des mérithalles (en cm) à la température de 20° C.

ces résultats présente un grand intérêt. En effet, nous remarquons que la vitesse de respiration, qui est l'expression de l'intensité respiratoire par unité de poids, diminue très rapidement quand la longueur des mérithalles augmente. Elle tend asymptotiquement vers la valeur de la vitesse de respiration du mérithalle obturé. Ce phénomène s'explique aisément si l'on considère que l'influence des surfaces des 2 sections transversales sur la vitesse de respiration s'atténue progressivement au fur et à mesure que la longueur augmente. En d'autres termes, les échanges respiratoires sont d'autant plus lents que le mérithalle est plus long. A partir d'une longueur limite, la vitesse de respiration n'est presque plus influencée par les surfaces des 2 sections. Tout se passe comme si presque tous les échanges gazeux se faisaient par l'écorce. Cette longueur limite, d'après les résultats que nous avons obtenus, n'est pas très supérieure à 9 cm.

3) *Conclusion*

De l'ensemble de ces expériences il est maintenant possible de tirer une conclusion générale sur l'intensité respiratoire des boutures à un bourgeon et des mérithalles.

Nous avons particulièrement mis en évidence l'influence de la surface des 2 sections transversales sur la vitesse de respiration. L'accroissement de cette vitesse ne peut pas s'expliquer par l'effet de blessure, qui produit une augmentation de la respiration intéressant tout au plus 2 ou 3 couches cellulaires. L'importance de ces 2 ou 3 couches par rapport à la masse totale de la bouture ou du mérithalle peut évidemment passer pour négligeable. Il faut donc supposer alors que l'influence de la section est due à une accélération des échanges gazeux. Cette accélération de la circulation de l'oxygène et du gaz carbonique est facilitée par les gros vaisseaux du bois et par la moelle. Grâce à ces canaux, les échanges deviennent plus rapides et l'atmosphère interne des tissus peut ainsi être renouvelée plus facilement. Telle est l'hypothèse que nous formulons pour expliquer l'accroissement de l'activité respiratoire par les surfaces des 2 sections transversales.

L'obturation de ces 2 sections conduit à une réduction très importante de la respiration (46,3 % du témoin non obturé dans le cas des boutures à un bourgeon, 23,7 % dans le cas de mérithalles sans bourgeon). Nous voyons que l'intensité respiratoire est deux fois plus forte pour les boutures à un bourgeon que pour les mérithalles obturés sans bourgeon. Cette différence ne peut être attribuée qu'au bourgeon et à la cicatrice foliaire qui l'accompagne. Leur présence sur la bouture augmente les échanges respiratoires, soit par suite de l'accroissement de la surface totale, soit par suite d'une meilleure perméabilité aux gaz. Ainsi, on peut estimer que 22,6 % (46,3 — 23,7) des échanges respiratoires se font par l'intermédiaire du bourgeon et de la cicatrice foliaire, et 23,7 % par l'intermédiaire de la surface de l'écorce. Le reste des échanges se fait par la surface des deux sections transversales (71,6 % dans le cas des mérithalles obturés, et 53,7 dans le cas des boutures obturées). En résumé, nous pouvons avancer que les échanges respiratoires des mérithalles et des boutures à un bourgeon, de 2 cm de longueur et de 7 à 8 mm de diamètre, s'opèrent approximativement comme il est indiqué sur le tableau 54.

Il est évident que ces résultats ne peuvent être appliqués tels quels aux mérithalles et boutures à un bourgeon de dimensions différentes. Toutefois, l'importance des deux sections transversales doit être soulignée, de même que la longueur du méri-

thalle ou de la bouture. On conçoit donc, à la suite de ces observations, que la longueur et le diamètre d'une bouture à un ou plusieurs bourgeons influent considérablement sur le métabolisme respiratoire et par suite sur l'état de dormance des bourgeons. Cette étude préliminaire nous a permis de découvrir la complexité des échanges respiratoires dans des organes aussi hétérogènes que les mérithalles et les

TABLEAU 54

Importance relative des différentes parties d'une bouture à un bourgeon et d'un mérithalle dans les échanges respiratoires

	Mérithalle	Bouture à un bourgeon
Ecorce	25 %	25 %
Bourgeon et cicatrice foliaire...		20 %
Sections transversales	75 %	55 %

boutures à un bourgeon. Nous en retiendrons notamment la nécessité absolue d'opérer toujours avec des boutures ou mérithalles d'une longueur et d'un diamètre aussi constants que possible faute de quoi les résultats obtenus ne sont pas comparables. Dans la suite de cette étude nous avons scrupuleusement respecté cet impératif.

II. — Variations des échanges respiratoires en fonction de la température.

Dans l'étude des échanges respiratoires des boutures à un bourgeon nous avons tenu compte des résultats relatifs à l'influence de la longueur de la bouture sur l'intensité respiratoire par unité de poids. Toutes les expériences que nous avons réalisées l'ont été avec des boutures à un bourgeon, de dimensions identiques et de poids peu différent (de 850 à 900 mg). En opérant ainsi nous avons éliminé une très importante source d'erreur et obtenu des résultats comparables dans tous les cas.

L'étude des échanges respiratoires des boutures à un bourgeon comprendra à la fois la mesure de la vitesse d'absorption d'oxygène ou intensité respiratoire et la détermination du quotient respiratoire (Q. R.). Cette détermination est possible car les expériences effectuées sont de longue durée et permettent par suite la réalisation d'un meilleur équilibre entre l'atmosphère interne de la masse de la bouture et l'atmosphère de la fiole. La réalisation d'un bon équilibre, qui demande une durée variable avec la température, est en effet un facteur indispensable à la mesure exacte de la vitesse de dégagement de CO_2. La détermination du quotient respiratoire, que nous serons ainsi amené à faire, nous servira ultérieurement au cours de l'étude des modifications du métabolisme respiratoire par les agents de levée de dormance. Outre la mesure de l'intensité respiratoire et du quotient respiratoire en atmosphère normale, nous étudierons les variations du métabolisme respiratoire dans une atmosphère d'azote. Ces diverses études qui feront l'objet du second paragraphe seront précédées d'une étude préliminaire consacrée à l'influence de la teneur en oxygène sur l'intensité respiratoire et à la détermination du point d'extinction.

A. — Influence de la teneur en oxygène sur l'intensité respiratoire. Détermination du point d'extinction

La respiration des tissus végétaux cesse complètement à partir d'une certaine teneur en oxygène qui se situe, selon les espèces et les organes, entre 3 et 6 %. Ce seuil, caractéristique de chaque tissu et peut-être même de chaque stade physiologique, est appelé généralement point d'extinction. Au-dessous de ce seuil, les phénomènes respiratoires sont arrêtés et remplacés par des phénomènes fermentaires. C'est à partir de ce seuil que se manifeste l'effet Pasteur.

Il nous a paru utile de déterminer le point d'extinction pour des boutures à un bourgeon. La connaissance de ce point est en effet d'une très grande utilité pour la compréhension et l'interprétation du métabolisme respiratoire dans des conditions d'anaérobiose.

1) *Méthode expérimentale*

Des boutures à un bourgeon, conformes aux normes qui viennent d'être définies (2 cm de longueur, 7 à 8 mm de diamètre) ont été prélevées au cours de la phase de dormance. Nous avons placé ces boutures dans des fioles de Warburg d'une contenance de 36 ml environ, à raison d'une bouture par fiole. L'expérience a porté sur 6 fioles (3 avec KOH, 3 sans KOH) en vue de déterminer le quotient respiratoire par la méthode directe. Les mesures de l'intensité respiratoire ont été effectuées à 30° C pendant plusieurs jours en utilisant le mercure à la place du liquide de Brodie.

2) *Résultats et observations*

L'absorption d'oxygène et le dégagement de CO_2 ont été mesurés à intervalles plus ou moins réguliers. Nous avons reporté sur le tableau 55 les quantités d'oxygène et de CO_2 exprimées en microlitres pour 100 mg de matière fraîche. Ces valeurs sont les moyennes de 3 répétitions. Les quotients respiratoires figurent également sur ce tableau.

TABLEAU 55

Quantités d'oxygène absorbé et de CO_2 dégagé (exprimées en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) à la température de 30° C

Temps (en heures)	Quantité d'oxygène absorbé	Quantité de CO_2 dégagé	Quotient respiratoire
3	41	40	0,98
18	231	224	0,97
23	307	298	0,97
28	375	368	0,98
42	548	543	0,99
60	804	799	0,99
66	825	848	1,03
75	830	865	1,04
93	830	911	1,10

La figure 48 représente les variations des quantités d'oxygène et de CO_2. Nous y voyons nettement, qu'à partir d'une durée supérieure à 60 heures, la vitesse d'absorption de l'oxygène qui, jusqu'alors, varie linéairement en fonction du temps,

diminue très rapidement et devient nulle au delà de 75 heures. Cette diminution assez brutale, suivie d'un arrêt complet de la consommation d'oxygène, s'accompagne d'un ralentissement important de l'émission de CO_2 qui continue toutefois à se produire à une vitesse plus faible. Ces variations se traduisent par une augmentation progressive du Q. R. qui dépasse alors 1. Tous ces phénomènes sont bien connus

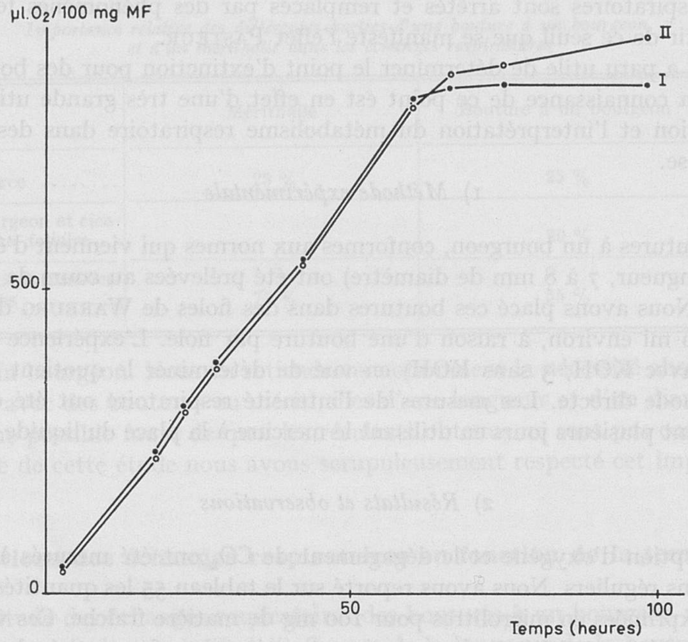


Fig. 48. — Variations de l'absorption d'oxygène et du dégagement de CO_2 (exprimés en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) en fonction du temps (en heures) à la température de 30° C. I : oxygène absorbé. II : CO_2 dégagé. Détermination du point d'extinction.

et correspondent à un arrêt de la respiration consécutif à un abaissement de la teneur en oxygène au niveau du point d'extinction. L'inhibition de la respiration est alors suivie du déclenchement d'une fermentation intracellulaire conduisant à une émission continue de CO_2.

La teneur en oxygène de l'atmosphère des fioles atteint le point d'extinction entre 60 et 75 heures. Connaissant le volume exact des fioles jaugées et le volume de l'oxygène consommé, il est facile de calculer le volume d'oxygène restant dans l'atmosphère de chaque fiole. En supposant que la teneur en oxygène de l'atmosphère normale est de 20,9 % nous avons déterminé pour chacune des fioles la teneur en oxygène au moment de l'arrêt de la respiration. Cette détermination est évidemment approximative, car, s'il est facile de calculer avec précision la quantité d'oxygène restant, il est par contre impossible de définir avec exactitude le moment précis où s'arrête la respiration. Nous avons arbitrairement choisi le moment à partir duquel aucune absorption n'est observée (75 heures). Compte tenu de l'intervalle de temps qui sépare deux mesures et des difficultés rencontrées dans la détermination de l'ar-

rêt de la respiration, nous avons obtenu les valeurs suivantes pour les teneurs en oxygène correspondant au point d'extinction :

fiole 1 ..	3,4
fiole 2 ..	3,5
fiole 3 ..	3,1

Le point d'extinction se situe donc autour de 3,3 %.

3) *Conclusion*

Ainsi, quand la teneur en oxygène des fioles atteint une valeur comprise entre 3 et 3,5 %, l'absorption d'oxygène par les tissus s'arrête et fait place à une fermentation. Ce seuil, ou point d'extinction, se situe donc assez bas pour les boutures à un bourgeon. Toutefois, il reste du même ordre de grandeur que celui de nombreux tissus végétaux. La connaissance de ce seuil, outre l'intérêt qu'elle présente sur le plan physiologique, nous sera très précieuse au cours des expériences ultérieures, pour l'étude des modifications du métabolisme respiratoire en relation avec la levée de dormance.

B. — Variations de l'intensité respiratoire et du quotient respiratoire en fonction de la température

L'étude de l'intensité respiratoire et du quotient respiratoire, dans une atmosphère normale où la teneur en oxygène ne s'abaisse jamais au-dessous du point d'extinction, nous renseigne sur les échanges respiratoires normaux des tissus. La comparaison entre ces données et celles provenant de l'étude de l'intensité des phénomènes de fermentation dans une atmosphère d'azote nous permettra de mieux comprendre le métabolisme des tissus placés dans des conditions d'anaérobiose propices à une levée de dormance. La connaissance de ce métabolisme suivant les températures (de 1 à 50° C) nous sera d'une grande utilité pour poser les bases d'une hypothèse sur le mécanisme de la suppression de l'état de dormance dans les bourgeons.

1) *Méthode expérimentale*

Cette étude a été effectuée sur des boutures à un bourgeon prélevées en octobre et novembre 1962, pendant la phase de dormance. Les boutures utilisées étaient identiques à celles qui ont été décrites dans le paragraphe précédent. Leur teneur en eau n'a subi que de très faibles fluctuations tout au long de la période expérimentale. Elle a oscillé entre 47 et 49 % du poids frais. Aussi tous les résultats sont-ils exprimés en fonction de la matière fraîche comme nous l'avons fait jusqu'à présent dans ce travail.

Pour chaque température, 9 fioles, renfermant chacune une bouture, ont été utilisées : 3 avec KOH pour mesurer l'absorption d'oxygène, 3 sans KOH pour déterminer le quotient respiratoire et 3 sans KOH, dans une atmosphère d'azote. L'atmosphère d'azote a été obtenue par balayage de la fiole par un courant d'azote pendant une durée suffisante pour le passage de 2 litres. L'azote comprimé qui est employé renferme une très faible quantité d'oxygène : le pourcentage varie de 1,7 à 1,8 %.

TABLEAU 56

Quantités d'oxygène absorbé et de CO_2 dégagé (exprimées en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) en fonction de la température dans une atmosphère ordinaire et dans une atmosphère d'azote

Température	Temps (en heures)	Oxygène absorbé	CO_2 dégagé	Quotient respiratoire	CO_2 dégagé dans l'azote
1° C	24	39	25	0,64	6
	48	64	46	0,72	15
	72				23
	96	104	89	0,86	32
	120	118	96	0,81	48
	168	154	132	0,86	
	192	179	157	0,88	79
	216				90
	240				100
	264	229	204	0,89	115
	288	247	222	0,90	125
	312	272	247	0,91	
	336	297	268	0,90	
	360	319	289	0,91	162
	384				180
	408				196
	432	369	339	0,92	204
	456	390	365	0,94	223
	480	408	382	0,94	
	504	430	411	0,96	
	528	451	429	0,95	
	600	508	475	0,94	
5° C	24	13	10	0,77	14
	48	34	31	0,91	21
	72	65	59	0,91	29
	96	86	80	0,93	45
	120	150	141	0,94	53
	168	208	199	0,96	82
	192	253	244	0,96	92
10° C	15	69	64	0,93	6
	39	173	168	0,97	18
	63	254	249	0,98	31
	87	377	372	0,99	57
	114	495	490	0,99	74
	135	588	583	0,99	100
	159	688	683	0,99	134
	207				164
	231				196
	255				216
	303				270
	375				331
20° C	21	98	98	1,0	
	22				24
	45	257	257	1,0	
	48				114
	69	392	395	1,01	
	70				191
	93	555	552	0,99	
	94				274
	118				351
	141	868	862	0,99	
	142				436
	165	994	994	1,0	
	189	1 143	1 140	0,99	
	213	1 288	1 285	0,99	

TABLEAU 56 (*fin*)

Température	Temps (en heures)	Oxygène absorbé	CO_2 dégagé	Quotient respiratoire	CO_2 dégagé dans l'azote
30° C	4	41	41	1,0	38
	7	68	65	0,96	
	8				77
	22	254	244	0,96	
	31	315	400	0,96	
	41				340
	48	620	600	0,97	400
40° C	0,50	11	14	1,27	13
	1,00	21	27	1,29	24
	1,50	32	38	1,19	37
	2,00	47	53	1,13	46
	2,50	57	66	1,16	58
	3,00	69	78	1,13	70
	3,50	78	87	1,12	78
	4,00	92	101	1,10	87
	4,50	105	114	1,09	97
	5,00	117	126	1,08	104
	5,50	131	140	1,07	113
	6,00	145	154	1,06	123
50° C	0,50	16	30	1,88	35
	1,00	31	52	1,68	61
	1,50	47	73	1,55	78
	2,00	62	96	1,55	103
	2,50	80	116	1,45	120
	3,00	97	139	1,43	136
	3,50	108	151	1,40	144
	4,00	124	173	1,49	154
	4,50	134	184	1,37	167
	5,00	151	206	1,36	172
	5,50	166	224	1,35	176
	6,00	180	238	1,32	180

Cette teneur, étant dans tous les cas très inférieure au point d'extinction, n'est pas suffisante pour induire les phénomènes respiratoires.

Suivant l'intensité des échanges respiratoires, la durée des expériences a varié de 6 heures à plusieurs jours. Les durées seront indiquées en même temps que les résultats observés pour chaque température de respiration (1, 5, 10, 20, 30, 40, 50° C).

2) *Résultats et observations*

Les quantités d'oxygène absorbé et de CO_2 dégagé en atmosphère normale et en atmosphère d'azote sont exprimées en microlitres pour 100 mg de matière fraîche. Chaque valeur est la moyenne de 3 fioles. Nous les avons groupées par température dans le tableau 56.

Pour une même température les diverses expériences n'ont pas toujours été faites au même moment. C'est pour cette raison que les temps d'observation relatifs à l'atmosphère normale et à l'atmosphère d'azote sont parfois différents.

De nombreuses conclusions et remarques sont à formuler après examen de ce tableau. Nous envisagerons en premier lieu l'absorption d'oxygène, puis le dégagement de CO_2 d'origine respiratoire et le quotient respiratoire, et enfin le dégagement de CO_2 d'origine fermentaire.

a) *Absorption d'oxygène.*

L'absorption d'oxygène est une fonction linéaire du temps comme le montrent les résultats du tableau 57.

TABLEAU 57

Droites de régression de l'absorption d'oxygène sur le temps

Température	Equation de la droite de régression	Valeur de t	Signification
1° C	Y = 21,546 + 0,809 X	155,0	S — P < 0,001
5° C	Y = — 34,703 + 1,461 X	18,3	S — P < 0,001
10° C	Y = — 1,548 + 4,338 X	61,8	S — P < 0,001
20° C	Y = — 26,610 + 6,205 X	113,5	S — P < 0,001
30° C	Y = — 21,433 + 13,439 X	28,5	S — P < 0,001
40° C	Y = — 3,363 + 24,240 X	77,3	S — P < 0,001
50° C	Y = 3,142 + 29,700 X	77,1	S — P < 0,001

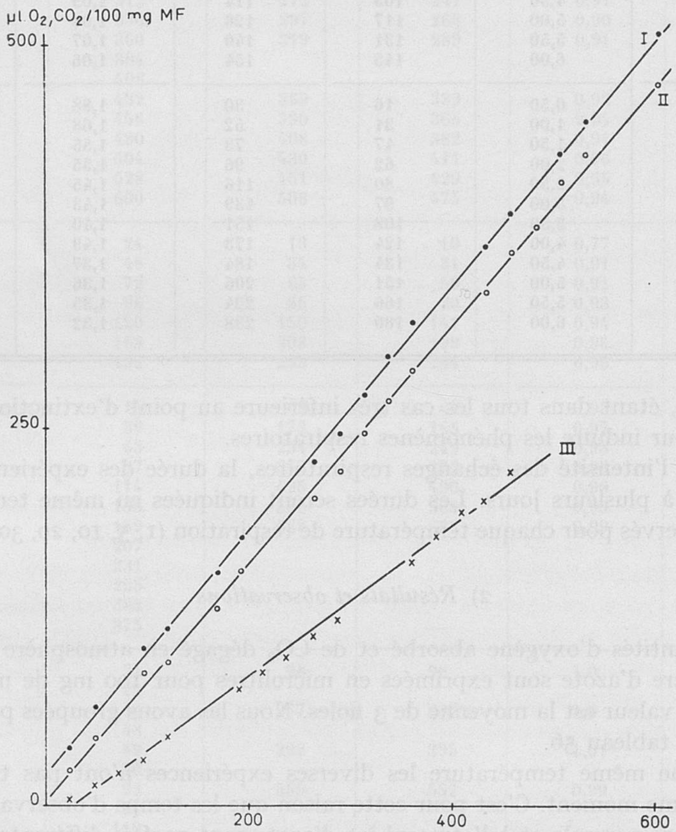


FIG. 49. — Variations de l'absorption d'oxygène et du dégagement de CO_2 respiratoire et fermentaire (exprimés en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) en fonction du temps (en heures), à la température de 1° C, dans une atmosphère normale et dans une atmosphère d'azote. Les droites sont calculées à partir des valeurs observées. I : oxygène absorbé. II : CO_2 respiratoire. III : CO_2 fermentaire dégagé dans une atmosphère d'azote.

Dans ce tableau nous avons reporté les droites théoriques calculées à partir des quantités d'oxygène absorbé en fonction du temps.

Les figures 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, représentent les variations observées et les droites théoriques.

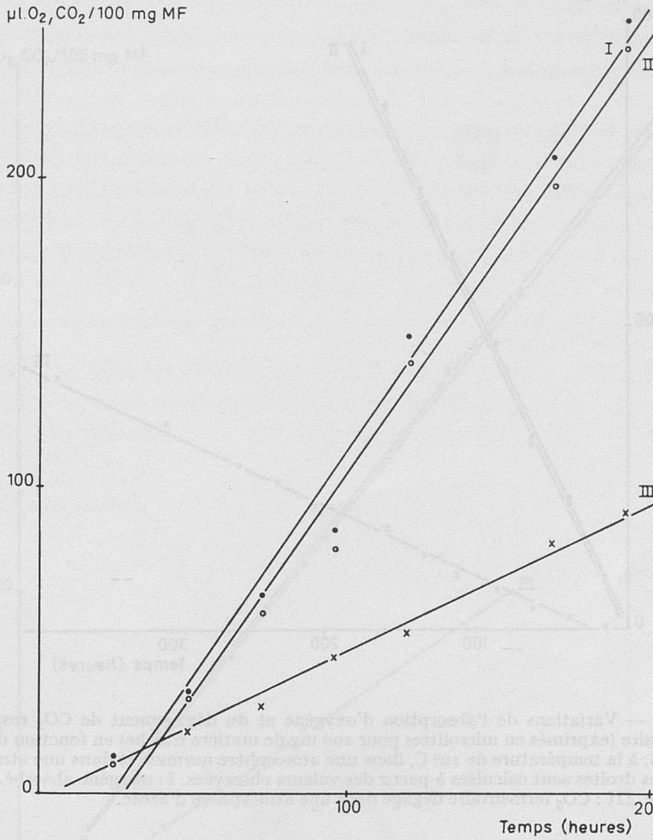


FIG. 50. — Variations de l'absorption d'oxygène et du dégagement de CO_2 respiratoire et fermentaire (exprimés en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) en fonction du temps (en heures), à la température de 5° C, dans une atmosphère normale et dans une atmosphère d'azote. Les droites sont calculées à partir des valeurs observées. I : oxygène absorbé. II : CO_2 respiratoire. III : CO_2 fermentaire dégagé dans une atmosphère d'azote.

Toutes ces droites calculées sont très significatives, comme le montre ce tableau. Il est donc possible d'utiliser la pente de ces droites, ou vitesse d'absorption d'oxygène, pour comparer l'action des différentes températures sur l'intensité respiratoire.

Pour faciliter la comparaison nous avons représenté sur la figure 56 les valeurs des vitesses d'absorption en fonction de la température. La forme des variations ainsi figurées mérite quelques remarques. Nous avons montré plus haut que la courbe de variation de l'intensité respiratoire des bourgeons isolés en fonction de la température était de nature exponentielle. Il ne semble pas au premier abord qu'il en soit de

même ici. En effet si, entre 10 et 40° C la vitesse semble varier suivant une courbe exponentielle, il n'en est plus de même si l'on considère l'ensemble des températures depuis 1 jusqu'à 50° C. Entre 5 et 10° C la vitesse subit un accroissement très impor-

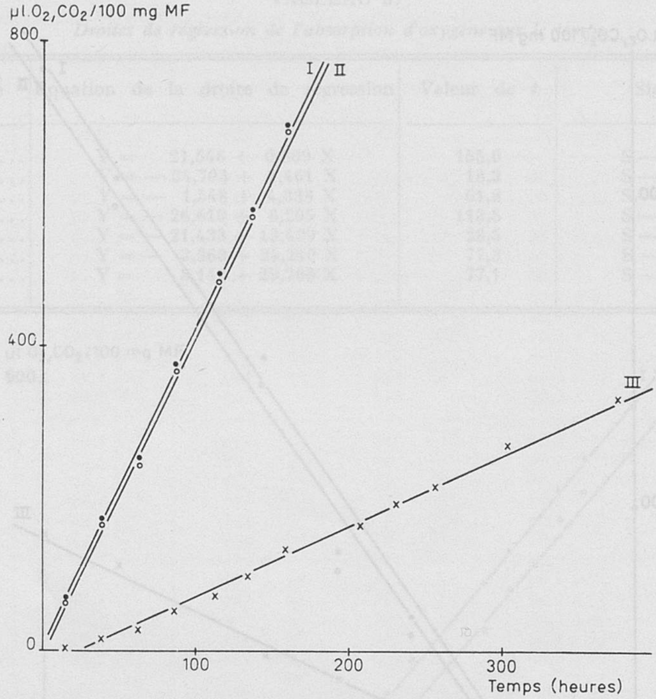


FIG. 51. — Variations de l'absorption d'oxygène et du dégagement de CO_2 respiratoire et fermentaire (exprimés en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) en fonction du temps (en heures), à la température de 10° C, dans une atmosphère normale et dans une atmosphère d'azote. Les droites sont calculées à partir des valeurs observées. I : oxygène absorbé. II : CO_2 respiratoire. III : CO_2 fermentaire dégagé dans une atmosphère d'azote.

tant $\left(\frac{\text{Vitesse à } 10^\circ\text{ C}}{\text{Vitesse à } 5^\circ\text{ C}} = \frac{4{,}338}{1{,}461} = 2{,}969\right)$. Au contraire, entre 40 et 50° C, elle ne s'accroît que faiblement (Q 10 = 1,225). Ces deux phénomènes interviennent pour modifier la variation de la vitesse de respiration qui ne peut dès lors être assimilée à une courbe exponentielle pour toutes les températures. Sur le plan biologique, il est possible de faire des hypothèses pour trouver une explication à ces deux phénomènes. Entre 5 et 10° C, la forte réduction de l'intensité respiratoire observée semble imputable à deux séries de causes. La première série est d'ordre physique et concerne les effets des basses températures sur les propriétés physiques du protoplasme. La seconde est d'ordre physiologique et concerne la quantité de substrats respiratoires. Toutes ces causes seront examinées et discutées ultérieurement. Quant à la température de 50° C, on peut supposer qu'elle produit sur les enzymes un effet inhibiteur dû probablement à une modification de leur structure.

Toutes ces modifications de l'intensité respiratoire sont apparues dans le cas

présent car les durées de respiration ont été considérablement plus grandes que dans le cas des bourgeons où elles n'ont pas dépassé 2 h 30. Après plusieurs heures, l'équilibre respiratoire a donc pu se réaliser à chaque température, alors qu'il n'a probablement pas été atteint après la durée trop courte de 2 h 30. Il faut, selon toute vraisemblance, rechercher là l'explication de la différence des résultats observés.

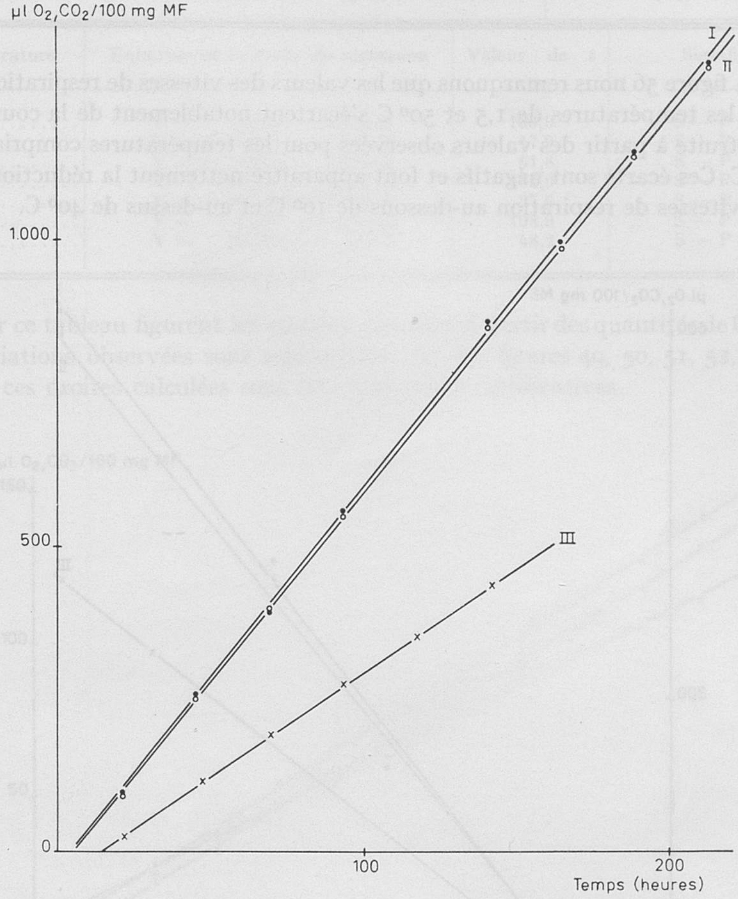


FIG. 52. — Variations de l'absorption d'oxygène et du dégagement de CO_2 respiratoire et fermentaire (exprimés en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) en fonction du temps (en heures), à la température de 20° C, dans une atmosphère normale et dans une atmosphère d'azote. Les droites sont calculées à partir des valeurs observées. I : oxygène absorbé. II : CO_2 respiratoire. III : CO_2 fermentaire dégagé dans une atmosphère d'azote.

Les valeurs des vitesses d'absorption d'oxygène correspondant aux températures comprises entre 10 et 40° C peuvent être ajustées à une courbe exponentielle comme le montrent les résultats des calculs qui figurent sur le tableau 58.

Le Q 10 calculé à partir de cette courbe est égal à 1,810. Il est donc analogue à celui qui a été déterminé pour les bourgeons isolés pendant la même période.

TABLEAU 58

Courbe théorique de variation de la vitesse d'absorption d'oxygène pour les températures comprises entre 10 *et* 40° *C*

Equation des valeurs logarithmiques	Equation de la courbe exponentielle	Valeur de t	Signification
$\log V = 0{,}34150 + 0{,}2576\, t$	$V = 2{,}1953 \times 1{,}0611^t$	10,6	S — $0{,}001 < P < 0{,}01$

Sur la figure 56 nous remarquons que les valeurs des vitesses de respiration observées pour les températures de 1,5 et 50° C s'écartent notablement de la courbe théorique construite à partir des valeurs observées pour les températures comprises entre 10 et 40° C. Ces écarts sont négatifs et font apparaître nettement la réduction importante des vitesses de respiration au-dessous de 10° C et au-dessus de 40° C.

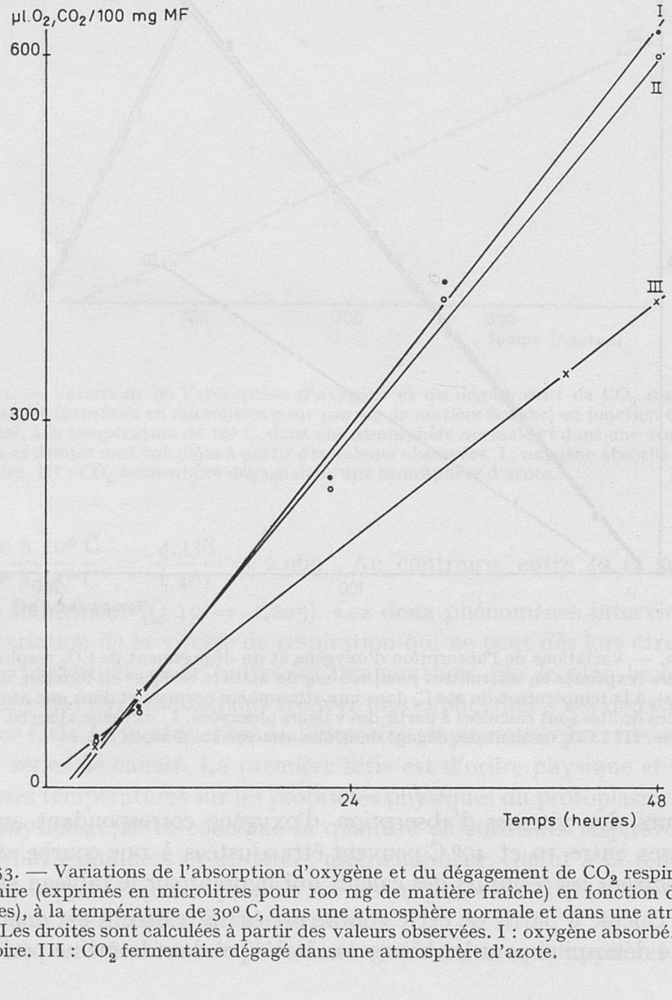


FIG. 53. — Variations de l'absorption d'oxygène et du dégagement de CO_2 respiratoire et fermentaire (exprimés en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) en fonction du temps (en heures), à la température de 30° C, dans une atmosphère normale et dans une atmosphère d'azote. Les droites sont calculées à partir des valeurs observées. I : oxygène absorbé. II : CO_2 respiratoire. III : CO_2 fermentaire dégagé dans une atmosphère d'azote.

b) *Dégagement de CO_2 d'origine respiratoire et quotient respiratoire.*

La quantité de CO_2 dégagé au cours de la respiration varie linéairement en fonction du temps comme le montrent les résultats du tableau 59.

TABLEAU 59

Droites de régression du dégagement de CO_2 respiratoire sur le temps

Température	Equation de la droite de régression	Valeur de *t*	Signification
1° C	Y = 3,850 + 0,790 X	100,6	S — P < 0,001
5° C	Y = — 39,016 + 1,421 X	17,9	S — P < 0,001
10° C	Y = — 6,548 + 4,338 X	61,8	S — P < 0,001
20° C	Y = — 25,653 + 6,184 X	162,0	S — P < 0,001
30° C	Y = — 20,886 + 12,986 X	27,6	S — P < 0,001
40° C	Y = 1,461 + 25,140 X	108,9	S — P < 0,001
50° C	Y = 17,706 + 3 ,680 X	48,2	S — P < 0,001

Sur ce tableau figurent les courbes calculées à partir des quantités de CO_2 dégagé. Les variations observées sont représentées sur les figures 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55. Toutes ces droites calculées sont très nettement significatives.

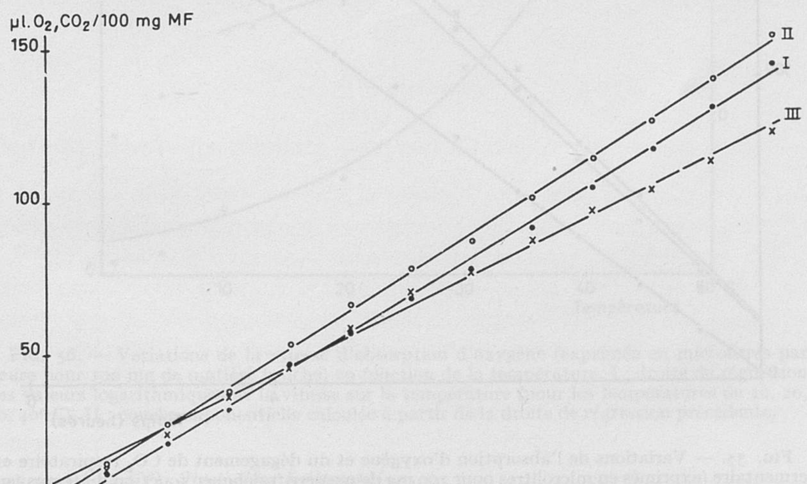


FIG. 54. — Variations de l'absorption d'oxygène et du dégagement de CO_2 respiratoire et fermentaire (exprimés en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) en fonction du temps (en heures) à la température de 40° C, dans une atmosphère normale et dans une atmosphère d'azote. Les droites sont calculées à partir des valeurs observées. I : oxygène absorbé. II : CO_2 respiratoire. III : CO_2 fermentaire dégagé dans une atmosphère d'azote.

Il est intéressant d'étudier pour chaque température l'évolution du quotient respiratoire (tableau 56) au cours de la période de mesure de l'intensité respiratoire. Nous voyons ainsi, qu'à 1° C, le quotient respiratoire, très faible après 24 heures,

augmente ensuite progressivement et se stabilise autour de 0,95. Il en est de même à 5° C. Les faibles valeurs du Q. R. enregistrées au début de la période de respiration sont dues à une émission ralentie de CO_2 dans l'atmosphère de la fiole. Ce dégagement est réduit car, à ces températures basses, une partie du CO_2 résultant de la respiration reste probablement à l'état dissous ou combiné dans les tissus. Au bout d'un certain nombre d'heures, l'émission dans l'atmosphère augmente progressivement et atteint une vitesse qui reste ensuite constante. Le même phénomène subsiste à la

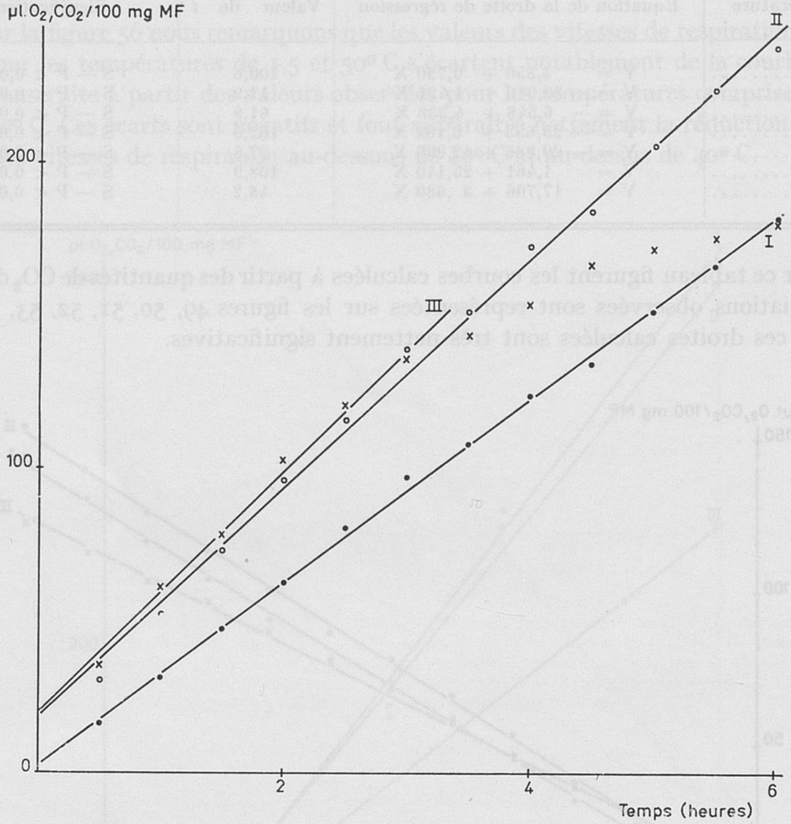


FIG. 55. — Variations de l'absorption d'oxygène et du dégagement de CO_2 respiratoire et fermentaire (exprimés en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) en fonction du temps (en heures), à la température de 50° C, dans une atmosphère normale et dans une atmosphère d'azote. Les droites sont calculées à partir des valeurs observées. I : oxygène absorbé. II : CO_2 respiratoire. III : CO_2 fermentaire dégagé dans une atmosphère d'azote.

température de 10° C mais il est beaucoup plus atténué. Dans ce cas, en effet, le Q. R. passe très rapidement de 0,93 à 0,99 et se maintient à cette valeur tout au long de l'expérience. Aux températures de 20° et 30° C le Q. R. oscille entre 0,96 et 1. A 40° C, il se produit un nouveau phénomène. Le dégagement de CO_2, très rapide dès le début, se maintient ensuite à une vitesse supérieure à l'absorption de l'oxygène. Il en résulte un Q. R. très élevé au début et qui diminue ensuite sensiblement. A 50° C., le même phénomène se produit mais le Q. R. atteint dans ce cas des valeurs très

élevées au départ avant de diminuer rapidement. On peut expliquer ce dégagement important de CO_2 en début d'expérience par le faible coefficient de solubilité de ce gaz à ces hautes températures. En effet, une partie du CO_2 dissous ou peut-être même combiné dans le protoplasme se dégage alors dans l'atmosphère. Dans les mesures que nous faisons, nous confondons le CO_2 ainsi dégagé et celui qui provient de la respiration normale.

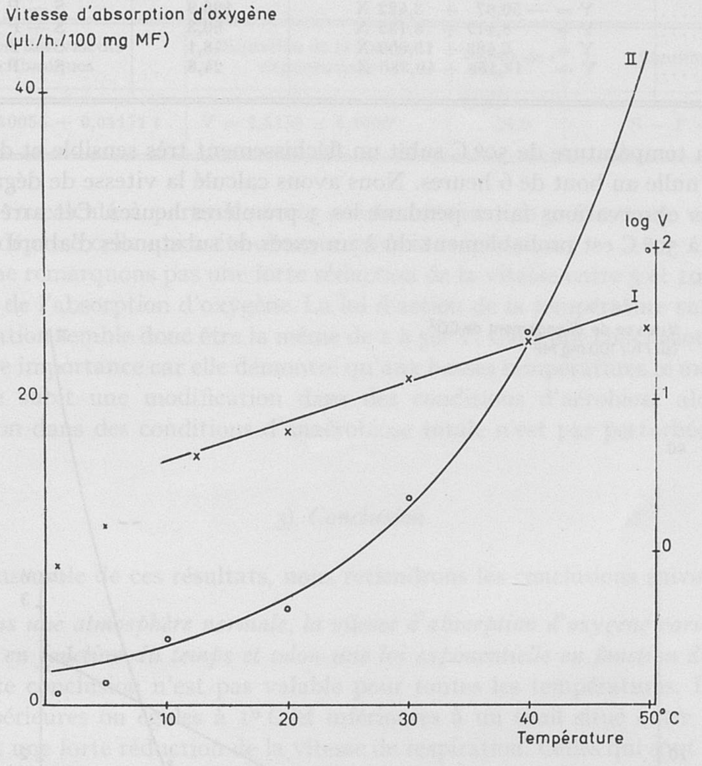


Fig. 56. — Variations de la vitesse d'absorption d'oxygène (exprimée en microlitres par heure pour 100 mg de matière fraîche) en fonction de la température. I : droite de régression des valeurs logarithmiques de la vitesse sur la température (pour les températures de 10, 20, 30, 40° C). II : courbe exponentielle calculée à partir de la droite de régression précédente.

c) *Dégagement de CO_2 d'origine fermentaire.*

Par CO_2 d'origine fermentaire nous entendons celui qui se dégage des tissus placés dans une atmosphère d'azote. L'émission de CO_2 dans une telle atmosphère est également une fonction linéaire du temps comme le montrent les résultats des calculs reportés sur le tableau 60. Les variations sont représentées sur les figures 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55.

Nous constatons sur ce tableau que toutes les droites calculées sont significatives. Il est donc possible d'utiliser la pente de ces droites, ou vitesse de dégagement du CO_2 fermentaire, pour étudier l'action de la température sur la fermentation. Auparavant, nous remarquerons sur la figure 55, qu'au bout de 3 heures, l'émission

TABLEAU 60

Droites de régression du dégagement de CO_2 fermentaire sur le temps

Température	Equation de la droite de régression	Valeur de *t*	Signification
1° C	Y = — 13,707 + 0,501 X	54,4	S — P < 0,001
5° C	Y = — 1,783 + 0,484 X	20,2	S — P < 0,001
10° C	Y = — 21,756 + 0,937 X	45,8	S — P < 0,001
20° C	Y = — 50,07 + 3,422 X	196,9	S — P < 0,001
30° C	Y = 8,417 + 8,132 X	80,3	S — P < 0,001
40° C	Y = 6,483 + 19,800 X	48,1	S — P < 0,001
50° C	Y = 18,168 + 40,380 X	24,8	S — P < 0,001

de CO_2 à la température de 50° C subit un fléchissement très sensible et devient pratiquement nulle au bout de 6 heures. Nous avons calculé la vitesse de dégagement en utilisant les observations faites pendant les 3 premières heures. Cet arrêt de la fermentation à 50° C est probablement dû à un excès de substances d'abord inhibitrices puis létales.

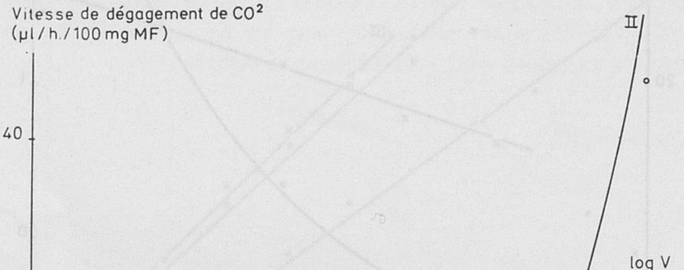


FIG. 57. — Variations de la vitesse de dégagement de CO_2 fermentaire (exprimée en microlitres par heure pour 100 mg de matière fraîche) en fonction de la température. I : droite de régression des valeurs logarithmiques de la vitesse sur la température. II : courbe exponentielle calculée à partir de la droite de régression précédente.

Nous avons représenté sur la figure 57 les variations de la vitesse de fermentation en fonction de la température. Ces valeurs observées peuvent être ajustées significativement à une courbe exponentielle comme le montrent les résultats des calculs figurant sur le tableau 61.

TABLEAU 61

Courbe théorique de variation de la vitesse de fermentation dans une atmosphère d'azote

Equation des valeurs logarithmiques	Equation de la courbe exponentielle	Valeur de t	Signification
$\log V = -0{,}40055 + 0{,}04171\,t$	$V = 2{,}5150 \times 1{,}1008^t$	21,0	$S - P < 0{,}001$

Le Q 10 calculé à partir de cette courbe atteint 2,613. C'est une valeur assez élevée qui dépasse celle qui a été obtenue pour la respiration.

Nous ne remarquons pas une forte réduction de la vitesse entre 5 et 10° C comme dans le cas de l'absorption d'oxygène. La loi d'action de la température sur la vitesse de fermentation semble donc être la même de 1 à 50° C. C'est une conclusion qui revêt une certaine importance car elle démontre qu'aux basses températures le métabolisme respiratoire subit une modification dans des conditions d'aérobiose alors que la fermentation dans des conditions d'anaérobiose totale n'est pas perturbée.

3) *Conclusion*

De l'ensemble de ces résultats, nous retiendrons les conclusions suivantes :

1) *Dans une atmosphère normale, la vitesse d'absorption d'oxygène varie selon une loi linéaire en fonction du temps et selon une loi exponentielle en fonction de la température.* Cette conclusion n'est pas valable pour toutes les températures. Les températures supérieures ou égales à 1° C et inférieures à un seuil situé entre 5 et 10° C provoquent une forte réduction de la vitesse de respiration. Celles qui sont inférieures ou égales à 50° C et supérieures à un seuil compris entre 40 et 50° C agissent de la même façon en réduisant la vitesse de l'absorption d'oxygène. Seules les températures comprises entre ces deux seuils font varier la vitesse de respiration selon une loi exponentielle.

2) Le dégagement du CO_2 d'origine respiratoire varie également suivant une loi linéaire en fonction du temps. Le quotient respiratoire est légèrement inférieur à 1 pour les températures de 1, 5 et 10° C, voisin de 1 pour 20 et 30° C, et supérieur à 1 pour 40 et 50° C. Nous avons montré comment on pouvait expliquer ces variations en faisant appel à l'influence de la température sur la solubilité du CO_2 dans les tissus.

3) *Dans une atmosphère d'azote, la vitesse d'émission de CO_2 d'origine fermentaire varie suivant une loi linéaire en fonction du temps et suivant une loi exponentielle en fonction de la température.* A la différence de ce qui existe pour la respiration, cette loi exponentielle est applicable pour toutes les températures comprises entre 1 et 50° C.

III. — Conclusion.

L'étude que nous venons de faire des échanges respiratoires des boutures à un bourgeon nous a conduit à énoncer un grand nombre de conclusions. Ces conclusions ont été formulées en détail à la fin de chaque paragraphe. Nous ne les reprendrons pas ici. Toutefois, nous soulignerons l'intérêt qu'elles présentent pour l'étude que nous allons entreprendre dans le prochain chapitre. En effet, toutes les expériences porteront sur des boutures à un bourgeon rigoureusement conformes aux normes qui ont été définies. Les résultats seront interprétés à la lumière des conclusions retirées de l'étude des échanges respiratoires dans des conditions normales.

CHAPITRE III

MODIFICATIONS DES ÉCHANGES RESPIRATOIRES PAR LES AGENTS QUI SUPPRIMENT LA DORMANCE

En étudiant l'action sur la levée de dormance d'agents de nature physique et chimique nous avons signalé le rôle joué par les modifications des échanges respiratoires dans ce phénomène complexe. Nous nous proposons maintenant de faire une étude complète de ces modifications sur des boutures à un bourgeon soumises à l'action des divers agents efficaces. Ces agents se répartissent, comme nous l'avons déjà montré, en deux groupes de nature différente : les agents chimiques et les agents physiques. Cette étude sera donc consacrée successivement à l'action des agents chimiques et à l'action des agents physiques. Nous envisagerons, en conclusion, tous les résultats obtenus et nous tenterons d'en réaliser la synthèse pour avancer une hypothèse sur le mécanisme d'action de ces agents sur la levée de dormance des bourgeons.

I. — Action des agents chimiques sur les échanges respiratoires.

Les agents chimiques que nous avons utilisés pour supprimer la dormance sont nombreux et variés par leur constitution. Nous pouvons les répartir en 3 groupes principaux : la Rindite, les inhibiteurs de la respiration (cyanure de potassium, 2,4-dinitrophénol, azoture de sodium) et l'acide gibbérellique. Nous allons étudier successivement l'action de chacun de ces groupes.

A. — Action de la Rindite

L'efficacité de la Rindite sur la levée de dormance a été mise en évidence chez de nombreuses espèces végétales. Il en est de même de la monochlorhydrine du glycol et du dichlorure d'éthylène qui entrent respectivement dans la proportion de 7/11 et 3/11 dans la composition de la Rindite. Toutes ces substances, de même que les anesthésiques (éther) dont l'effet est analogue, ont un mécanisme d'action encore ignoré actuellement. Seuls Miller, Guthrie et Denny (1936) ont mis en évidence un accroissement du dégagement de CO_2 après le traitement par le dichlorure d'éthylène de tubercules de Pomme de terre dormants. Ces auteurs ont pensé que ce CO_2 était

d'origine respiratoire et que le traitement avait augmenté l'intensité respiratoire des tissus. Depuis cette époque, nous n'avons connaissance d'aucune recherche supplémentaire sur cette question. Nous avons entrepris l'étude des modifications du métabolisme respiratoire par la Rindite pour vérifier si les résultats de MILLER, GUTHRIE et DENNY étaient valables pour les boutures à un bourgeon de la Vigne. Mais au lieu de mesurer uniquement le dégagement de CO_2 comme l'ont fait ces auteurs, nous avons également déterminé l'absorption d'oxygène, ce qui nous a permis d'établir un quotient respiratoire. Ce sont les expériences entreprises que nous allons exposer maintenant.

1) *Méthode expérimentale*

Les boutures à un bourgeon que nous avons utilisées ont été prélevées, d'une part avant l'entrée en dormance, et d'autre part pendant la phase de dormance, c'est-à-dire à un stade où l'action de la Rindite sur la levée de dormance est très efficace. Ces boutures ont été soumises à un traitement préalable par la Rindite dans les conditions qui ont été définies (séjour de 48 heures à une température comprise entre 20 et 22° C, dans un récipient hermétique de 1 l renfermant 0,2 ml de Rindite). Après ce traitement, les boutures qui avaient une longueur de 4 ou 5 cm, sont raccourcies à 2 cm de manière à être conformes au type défini pour l'étude de la respiration. Sur ces boutures ainsi obtenues deux séries d'expériences ont été réalisées. La première série porte sur des boutures prélevées pendant la phase de dormance (octobre 1961) et la seconde sur des boutures dont les bourgeons ne sont pas encore entrés en dormance (juillet 1962). Nous allons exposer le processus expérimental suivi pour chacune de ces séries.

a) *Traitement pendant la phase de dormance.*

Après le traitement par la Rindite les boutures sont plantées dans du sable humide et placées à 20° C, c'est-à-dire dans des conditions favorables au débourrement. En même temps, et dans les mêmes conditions, sont plantées des boutures témoins n'ayant subi aucun traitement préalable par la Rindite. Tous les 2 ou 3 jours, à partir du jour de la plantation, qui coïncide avec la fin du traitement de 48 heures par la Rindite, 6 boutures de chaque catégorie (Témoin et Rindite) sont prélevées, lavées, et introduites dans des fioles de WARBURG de 36 ml environ, à raison d'une par fiole. Pour chaque catégorie, 3 fioles renferment 0,2 ml de KOH et 3 fioles n'en renferment pas. L'absorption d'oxygène et le dégagement de CO_2 sont mesurés à la température de 20° C pendant 48 ou 72 heures.

Les prélèvements successifs portent ainsi sur des boutures dont les bourgeons sont de plus en plus rapprochés du stade de débourrement. Le dernier prélèvement a été effectué 5 jours avant le débourrement.

b) *Traitement avant l'entrée en dormance.*

Les boutures à un bourgeon prélevées vers la fin de la phase de pré-dormance (fin de juillet 1962) ont subi un traitement normal par la Rindite. Dès la fin de ce traitement elles ont été placées, en même temps que des boutures témoins, dans

des fioles de Warburg de 36 ml environ : 6 fioles, dont 3 avec KOH pour chaque catégorie (Rindite et Témoin). Les mesures de l'absorption d'oxygène et du dégagement de CO_2 ont été faites à 20° C pendant 212 heures.

2) *Résultats et observations*

Nous envisagerons d'abord les résultats relatifs à la première série d'expériences, puis ceux relatifs à la deuxième série.

a) *Traitement pendant la phase de dormance.*

Pour chaque fiole avec KOH nous avons calculé la quantité d'oxygène absorbé et établi ensuite la moyenne des 3 fioles d'une même catégorie. En calculant, à partir de ces données, la droite théorique selon laquelle varie la quantité d'oxygène en fonction du temps, nous obtenons, pour chaque date de prélèvement, la vitesse d'absorption d'oxygène. Toutes ces droites sont très nettement significatives. Nous indiquons sur le tableau 62 les valeurs des vitesses de respiration ainsi déterminées.

TABLEAU 62

Vitesses d'absorption d'oxygène (exprimées en microlitres par heure pour 100 mg de matière fraîche) après traitement par la Rindite

	Nombre de jours entre la fin du traitement et le prélèvement							
	0	2	5	7	10	12	14	16
Témoin	5,91	5,03	5,09	5,54	5,75	5,59	4,97	5,21
Rindite	7,50	6,06	7,48	6,09	6,98	6,79	6,18	5,91

La figure 58 représente les variations des vitesses pour chaque date de prélèvement.

Comme nous le montre ce tableau, il existe une certaine variabilité de la vitesse de respiration entre les différentes dates de prélèvement. La vitesse atteint la valeur la plus élevée dès le premier prélèvement, à la fois pour le Témoin et pour le lot traité par la Rindite. L'intensité respiratoire du Témoin subit peu de modifications pendant toute la période considérée. Par contre, l'amplitude de variation de l'intensité respiratoire après traitement par la Rindite est beaucoup plus importante. Il semble donc que le traitement a introduit une cause de variation. L'intensité respiratoire ne marque pas de relèvement notable à 5 jours du débourrement car l'accroissement de l'activité respiratoire n'intéresse qu'une partie négligeable de la bouture, le bourgeon, qui est alors le siège d'une intense multiplication cellulaire.

Le fait le plus important à noter, et qui ressort très nettement de l'examen du tableau 62 et de la figure 58, est l'accélération de l'absorption d'oxygène après le traitement par la Rindite. En effet, la vitesse de respiration est toujours supérieure à celle du Témoin. Le pourcentage d'augmentation varie de 9,9 à 46,9.

En plus de la vitesse d'absorption d'oxygène, nous avons également mesuré le

TABLEAU 63

Quotient respiratoire calculé à la fin de la période de respiration

	Nombre de jours entre la fin du traitement et le prélèvement							
	0	2	5	7	10	12	14	16
Témoin	1,00	1,02	1,03	1,03	0,99	0,96	0,99	0,98
Rindite	1,25	1,89	1,79	1,81	1,02	1,03	1,04	1,0

dégagement de CO_2 pour les deux catégories de boutures. Au lieu de calculer la vitesse de dégagement de CO_2, nous avons préféré considérer la quantité de CO_2 effectivement dégagée à la fin de la période de respiration. A partir de cette donnée, nous avons calculé le quotient respiratoire. Les résultats de ces calculs figurent sur le tableau 63. Les variations du Q. R. pour les différents prélèvements sont représentées sur la figure 58.

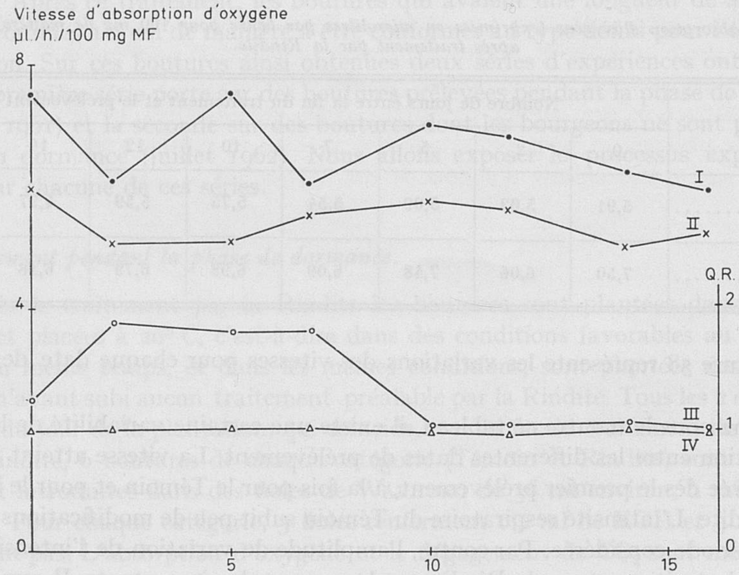


FIG. 58. — Variations de la vitesse d'absorption d'oxygène (exprimée en microlitres par heure pour 100 mg de matière fraîche) et du quotient respiratoire, à la température de 20° C, en fonction du nombre de jours après un traitement par la Rindite pendant la phase de dormance. I : vitesse d'absorption d'oxygène des boutures traitées. II : Vitesse d'absorption d'oxygène des boutures témoins. III : quotient respiratoire des boutures traitées. IV : quotient respiratoire des boutures témoins.

Des conclusions du plus haut intérêt sont à retirer de ce tableau. Nous remarquerons tout d'abord que le Q. R. du Témoin ne subit que de très faibles fluctuations autour de 1. Par contre, dans le cas des boutures Rindite, le Q. R. monte très rapi-

dement de 1,25 à 1,89 et se maintient à ces valeurs élevées pendant plusieurs jours. Ce n'est que 10 jours après le traitement qu'il diminue très vite et atteint des valeurs voisines de 1. Jusqu'au débourrement, il se maintient constamment autour de 1, tout comme le Témoin. Cette augmentation brutale du Q. R. après le traitement par la Rindite ne peut pas s'expliquer par l'utilisation de substrats respiratoires différents des glucides, comme les acides organiques. Le Q. R. obtenu par l'utilisation exclusive d'acides organiques est rarement supérieur à 1,33. Il faut donc faire appel à une autre cause pour expliquer ce Q. R. élevé. Cette autre cause est la fermentation alcoolique intracellulaire qui conduit à un dégagement important de CO_2. Nous avons vérifié qualitativement la présence d'alcool éthylique ou d'aldéhyde éthylique dans les tissus traités. Après broyage des boutures, les substances volatiles sont recueillies par distillation. Dans une faible partie du liquide ainsi recueilli, on ajoute quelques ml de NO_3H concentré et de bichromate de potassium à 0,5 %. La coloration violacée obtenue est une preuve de la présence dans le liquide d'alcool ou d'aldéhyde. Nous avons ainsi vérifié l'existence d'une fermentation intracellulaire à la fois par l'émission d'une importante quantité de CO_2 et par la mise en évidence dans les tissus d'alcool ou d'aldéhyde. Ces deux substances, présentes ensemble ou séparément, ne sont peut-être pas les seuls produits issus de la fermentation. Ce point sera discuté ultérieurement.

L'existence d'une fermentation induite par la Rindite est concomitante d'une respiration très active. Il en résulte que le CO_2 dégagé a une double origine : une origine respiratoire et une origine fermentaire. Il est possible de déterminer théoriquement la quantité de CO_2 d'origine respiratoire (CO_2R) en supposant que les tissus traités ont un Q. R. identique à celui des témoins. On détermine ainsi la quantité théorique de CO_2R correspondant à l'absorption d'oxygène par les tissus traités. La différence entre la quantité totale de CO_2 dégagé et cette quantité théorique CO_2R représente le CO_2 d'origine fermentaire (CO_2F). On aura donc :

$$CO_2 \text{ Total} = CO_2R + CO_2F$$

Ce dégagement intense de CO_2 après le traitement par la Rindite traduit une importante glycolyse, supérieure à celle qui est observée chez le Témoin. Nous avons pensé que la comparaison de la vitesse de dégradation des glucides dans les deux cas pouvait donner d'utiles indications sur le métabolisme général de chaque type de tissus. Pour cela, nous avons emprunté à Beevers (1953) une méthode de comparaison qui nous paraît simple et d'application facile. Cette méthode consiste à comparer la somme : $CO_2R + 3\ CO_2F$ à la quantité de CO_2 dégagée par le Témoin. Cette somme représente la perte en glucides due à la respiration et à la fermentation. Elle est basée sur le fait que dans les réactions théoriques de la glycolyse, la dégradation d'une molécule de glucose donne 6 molécules de CO_2R et 2 molécules de CO_2F ($CO_2R/CO_2F = 3$). Si le rapport $\dfrac{CO_2R + 3\ CO_2F}{CO_2 \text{ Témoin}}$ est supérieur à 1 on peut conclure que la glycolyse est activée après le traitement par la Rindite. Nous avons calculé, d'une part, les quantités théoriques de CO_2R et de CO_2F comme il vient d'être défini, et d'autre part les rapports : $\dfrac{CO_2R + 3\ CO_2F}{CO_2 \text{ Témoin}}$. L'ensemble des résultats figure sur le tableau 64.

Sur ce tableau nous n'avons pas indiqué les valeurs théoriques de CO_2F pour

les 4 derniers prélèvements car le Q. R. est dans ce cas très faible (compris entre 1 et 1,04) et le CO_2F est par suite considéré comme nul.

Nous remarquons que le rapport $\frac{CO_2R + 3\ CO_2F}{CO_2\ \text{Témoin}}$ est toujours très nettement supérieur à 1 quand il y a fermentation. Il reste compris entre 1,10 et 1,25 pour les 4 derniers prélèvements parce que l'intensité respiratoire des tissus traités est supérieure à celle des témoins, en l'absence de toute fermentation. De ces résultats, il est possible de conclure que la Rindite conduit à une consommation de glucides 2 à 5 fois plus élevée que chez le Témoin. Or cette glycolyse, qui résulte de réactions de respiration et de fermentation simultanées, s'opère dans un milieu aérobie où la teneur en oxygène est normale. On peut donc parler de fermentation aérobie. Mais dans ce cas l'oxygène, dont la teneur est supérieure au point d'extinction, devrait jouer son effet protecteur vis-à-vis des glucides en inhibant les réactions de fermentation (effet PASTEUR). La Rindite, en induisant une fermentation intracellulaire se comporte donc comme un antagoniste de l'oxygène et s'oppose à l'effet PASTEUR. On peut dire qu'elle inhibe l'effet PASTEUR, bien que certains auteurs (TURNER, 1951) n'aiment pas utiliser cette expression. La Rindite agit donc de la même façon que certaines substances comme le cyanure de potassium et le 2,4-dinitrophénol qui, à certaines doses, ont un comportement analogue vis-à-vis de certains tissus végétaux (BEEVERS, 1953 ; JAMES, 1953). Nous examinerons plus loin cette action particulière de la Rindite en relation avec la levée de dormance et nous chercherons à formuler une hypothèse sur le mécanisme de cette action.

TABLEAU 64

Quantités théoriques de CO_2F et de CO_2R dégagées après le traitement par la Rindite (exprimées en microlitres pour 100 mg de matière fraîche)

Nombre de jours entre la fin du traitement et le prélèvement	CO_2 total	CO_2R	CO_2F	$CO_2R + 3CO_2F$	$\frac{CO_2R + 3CO_2F}{CO_2\ \text{Témoin}}$
0	624	498	126	876	2,22
2	836	445	391	1 618	4,33
5	871	486	385	1 641	5,03
7	825	457	368	1 561	4,18
10	351	351	0	351	1,21
12	518	518	0	518	1,25
14	364	364	0	364	1,23
16	450	450	0	450	1,10

b) *Traitement avant l'entrée en dormance.*

Connaissant l'effet de la Rindite sur les tissus pendant la phase de dormance nous pouvons maintenant mieux comprendre son action sur des boutures prélevées avant l'entrée en dormance.

TABLEAU 65

Quantités d'oxygène absorbé et de CO_2 dégagé (exprimées en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) par des boutures à un bourgeon (témoins et traitées par la Rindite) avant l'entrée de dormance

Temps (en heures)	Témoin			Rindite		
	Oxygène	CO_2	Q. R.	Oxygène	CO_2	Q. R.
20	105	102	0,97	178	186	1,05
30	152	149	0,98	246	258	1,05
44	227	227	1,00	329	361	1,10
92	502	505	1,01	423	462	1,10
116	606	603	0,99	444	541	1,22
140	733	736	1,00	461	562	1,22
164	776	776	1,00	483	594	1,23
188	881	878	0,99	489	603	1,23
212	946	943	0,99	495	612	1,24

Nous indiquons sur le tableau 65 les quantités d'oxygène absorbé et de CO_2 dégagé, ainsi que le quotient respiratoire de boutures témoins et de boutures traitées par la Rindite.

La figure 59 montre les variations de l'intensité respiratoire et du quotient respiratoire. Nous constatons que l'intensité respiratoire et le Q. R. du Témoin ont une évolution normale. Par contre, l'intensité respiratoire après traitement par la Rindite

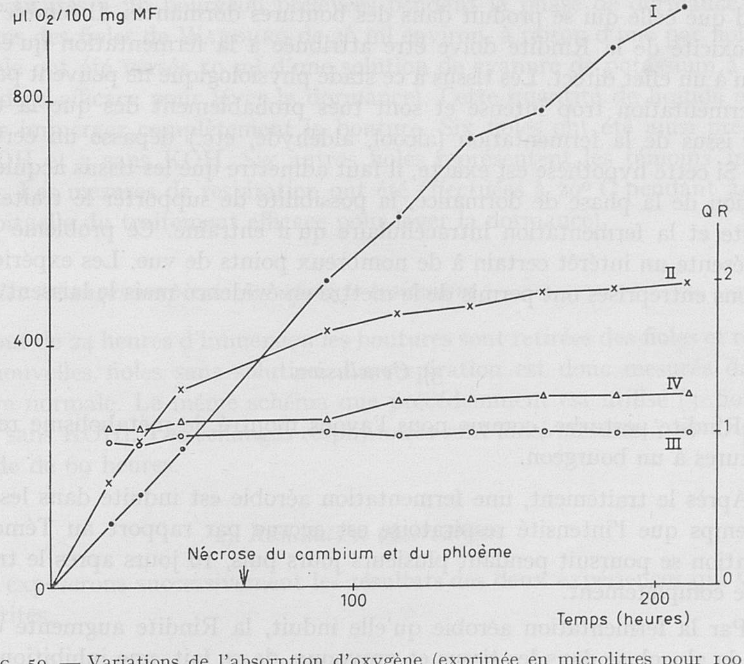


FIG. 59. — Variations de l'absorption d'oxygène (exprimée en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) et du quotient respiratoire en fonction du temps (en heures) à la température de 20° C, après un traitement par la Rindite, effectué avant l'entrée en dormance. I : absorption d'oxygène par les boutures témoins. II : absorption d'oxygène par les boutures traitées. III : quotient respiratoire des boutures témoins. IV : quotient respiratoire des boutures traitées.

subit des modifications importantes. Pendant les 48 heures qui suivent le traitement, l'absorption d'oxygène est intense et dépasse celle du Témoin. Puis, très rapidement, elle diminue pour devenir pratiquement nulle au bout de 212 heures. Le dégagement de CO_2 suit de très près la même évolution. Le quotient respiratoire, toujours supérieur à 1, atteint une valeur de 1,24, qui indique l'existence d'une fermentation intracellulaire.

Nous avons complété ces résultats par des observations morphologiques du cambium et du phloème des boutures au cours de la période de respiration. Nous avons remarqué que 3 jours environ après le traitement par la Rindite, le cambium et le phloème sont complètement nécrosés. Peu après, les bourgeons sont atteints à leur tour. La nécrose gagne progressivement les tissus ligneux qui sont entièrement touchés au bout de 15 à 25 jours.

Nous avons observé que la nécrose du cambium et du phloème coïncide avec la diminution brutale de l'intensité respiratoire. Ce fait montre donc la part importante que prennent ces tissus dans le métabolisme respiratoire de la bouture. Par la suite, la diminution progressive de l'absorption d'oxygène peut s'expliquer par la décroissance du nombre de cellules vivantes qui ne sont pas encore atteintes par la nécrose.

Nous remarquons en outre que, s'il existe une fermentation et une respiration simultanées, l'intensité de la fermentation est beaucoup plus réduite que celle que nous avons notée pour des boutures dormantes. En effet, le Q. R. ne dépasse pas 1,24 alors qu'il atteignait 1,89. D'autre part, cette fermentation paraît débuter un peu plus tard que celle qui se produit dans des boutures dormantes. Il semble toutefois que la toxicité de la Rindite doive être attribuée à la fermentation qu'elle induit plutôt qu'à un effet direct. Les tissus à ce stade physiologique ne peuvent pas résister à une fermentation trop intense et sont tués probablement dès que la teneur en produits issus de la fermentation (alcool, aldéhyde, etc.) dépasse un certain seuil critique. Si cette hypothèse est exacte, il faut admettre que les tissus acquièrent, dès l'apparition de la phase de dormance, la possibilité de supporter le traitement par la Rindite et la fermentation intracellulaire qu'il entraîne. Ce problème physiologique présente un intérêt certain à de nombreux points de vue. Les expériences que nous avons entreprises ont permis de le mettre en évidence mais le laissent entier.

3) *Conclusion*

La Rindite perturbe, comme nous l'avons montré, le métabolisme respiratoire des boutures à un bourgeon.

1) Après le traitement, une fermentation aérobie est induite dans les tissus en même temps que l'intensité respiratoire est accrue par rapport au Témoin. Cette fermentation se poursuit pendant plusieurs jours puis, 10 jours après le traitement, elle cesse complètement.

2) Par la fermentation aérobie qu'elle induit, la Rindite augmente considérablement la glycolyse dans les tissus et provoque, de ce fait, une inhibition de l'effet Pasteur.

3) Avant l'entrée en dormance, les boutures à un bourgeon sont tuées par la Rindite. L'accroissement de l'intensité respiratoire qui suit le traitement ne dure que

48 heures environ. Il est suivi par une diminution brutale puis progressive qui s'explique par la nécrose du cambium et du phloème. Une fermentation réduite apparaît dans les tissus et semble être la cause des nécroses observées.

B. — Action des inhibiteurs de la respiration

Parmi les inhibiteurs de la respiration nous avons utilisé le cyanure de potassium, le 2,4-dinitrophénol et l'azoture de sodium. Nous envisagerons successivement l'action de chacune de ces substances sur les échanges respiratoires des boutures à un bourgeon.

α) Cyanure de potassium.

1) *Méthode expérimentale*

L'influence du cyanure de potassium sur les échanges respiratoires a été étudiée d'une part, pendant l'immersion des boutures dans la solution, d'autre part, après le traitement, pendant une durée de plusieurs jours.

a) *Etude des échanges respiratoires pendant l'immersion.*

Des boutures à un bourgeon prélevées pendant la phase de dormance ont été placées dans des fioles de Warburg de 36 ml environ, à raison d'une par fiole. Dans chaque fiole ont été versés 10 ml d'une solution de cyanure de potassium à 500 mg par litre (dose efficace pour lever la dormance). Cette quantité de liquide est suffisante pour immerger complètement la bouture. Six fioles ont été ainsi préparées : 3 avec KOH et 3 sans KOH. Six autres fioles représentent les témoins immergés dans l'eau. Les mesures de respiration ont été effectuées à 20° C pendant 24 heures (durée habituelle du traitement efficace pour lever la dormance).

b) *Etude des échanges respiratoires après le traitement.*

Au bout de 24 heures d'immersion les boutures sont retirées des fioles et replacées dans de nouvelles fioles sans solution. La respiration est donc mesurée dans une atmosphère normale. Le même schéma que précédemment est utilisé (3 fioles avec KOH et 3 sans KOH). Les échanges respiratoires sont ainsi mesurés à 20° C pendant une période de 69 heures.

2) *Résultats et observations*

Nous exposerons successivement les résultats des deux expériences qui viennent d'être décrites.

a) *Etude des échanges respiratoires pendant l'immersion.*

A la fin de la période d'immersion (24 heures) les quantités d'oxygène absorbé et de CO_2 dégagé ont été déterminées. Elles sont indiquées sur le tableau 66.

TABLEAU 66

Quantités d'oxygène absorbé et de CO_2 dégagé (exprimées en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) au bout de 24 heures d'immersion dans l'eau (témoin) et dans une solution de cyanure de potassium

Traitement	Oxygène absorbé	CO_2 dégagé	Quotient respiratoire
Témoin	55	105	1,91
Cyanure de potassium	37	14	0,38

Ce tableau suggère plusieurs remarques :

1) La quantité d'oxygène absorbé par les tissus placés dans la solution de cyanure est réduite de 32,7 % par rapport au Témoin immergé dans l'eau. La cyanure produit donc une nette inhibition de la respiration.

2) La quantité de CO_2 dégagé pendant l'immersion dans la solution de cyanure est relativement faible par rapport à celle qui est dégagée dans l'eau. La différence entre les 2 quotients respiratoires fait ressortir davantage ce phénomène. Alors que dans l'eau les tissus dégagent une forte quantité de CO_2 d'origine fermentaire, dans la solution de cyanure, au contraire, le CO_2 dégagé n'est pas suffisant pour donner un Q. R. égal à 1. Cette observation revêt une certaine importance car elle semble indiquer que le cyanure de potassium inhibe également l'émission de CO_2, tout au moins pendant la période d'immersion de 24 heures.

b) *Etude des échanges respiratoires après le traitement.*

Pendant 69 heures, les quantités d'oxygène absorbé et de CO_2 dégagé ont été mesurées à intervalles de temps plus ou moins réguliers. Le tableau 67 donne l'ensemble des résultats observés.

TABLEAU 67

Quantités d'oxygène absorbé et de CO_2 dégagé (exprimées en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) après l'immersion dans l'eau et dans une solution de cyanure de potassium

Temps (en heures)	Témoin			Cyanure		
	Oxygène absorbé	CO_2 dégagé	Q. R.	Oxygène absorbé	CO_2 dégagé	Q. R.
8	41	41	1,0	12	31	2,58
24	172	169	0,98	103	146	1,42
32	245	235	0,96	184	243	1,32
47	342	334	0,98	303	409	1,35
54	385	383	0,99	352	493	1,40
69	470	467	0,99	436	636	1,46

Nous avons représenté sur la figure 60 les variations de ces différentes valeurs en fonction du temps. Y figurent également les droites calculées qui traduisent la variation de l'absorption d'oxygène. Le tableau 68 donne les résultats des calculs de ces droites qui sont toutes significatives.

TABLEAU 68

Droites de régression de l'absorption d'oxygène sur le temps après le traitement par le cyanure de potassium

	Equation de la droite de régression	Valeur de t	Signification
Témoin	Y = 1,585 + 7,032 X	21,6	S — P < 0,001
Cyanure de potassium	Y = — 51,612 + 7,252 X	23,6	S — P < 0,001

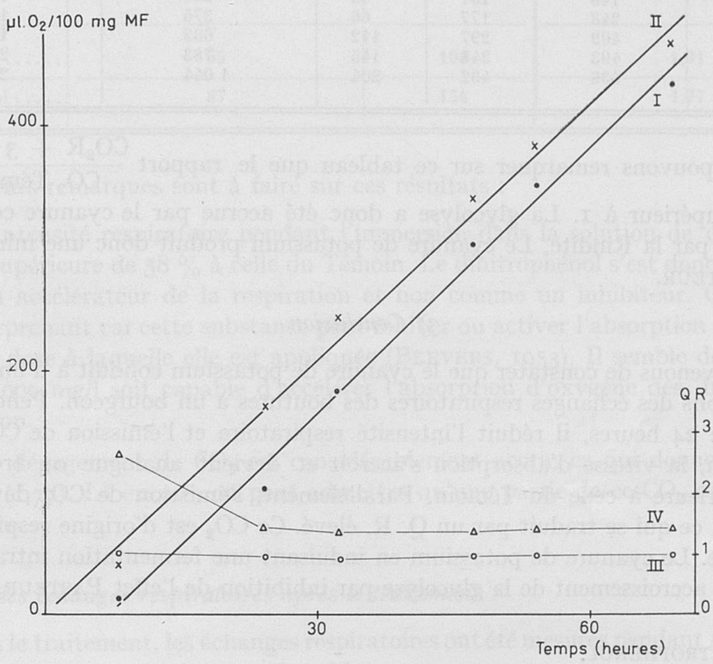


FIG. 60. — Variations de l'absorption d'oxygène (exprimée en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) et du quotient respiratoire en fonction du temps (en heures) à la température de 20° C, après un traitement par le cyanure de potassium. I : absorption d'oxygène par les boutures traitées. II : absorption d'oxygène par les boutures témoins. III : quotient respiratoire des boutures témoins. IV : quotient respiratoire des boutures traitées.

Nous pouvons constater que les vitesses de respiration du lot Témoin (7,032) et du lot Cyanure (7,252) sont peu différentes. En fait, il semble que le cyanure ait augmenté légèrement la vitesse de respiration mais l'écart entre les deux valeurs calculées ne paraît pas significatif. Remarquons toutefois que l'intensité respiratoire du Témoin a été plus grande au début de l'expérience. L'inhibition notée pendant l'immersion s'est donc prolongée dans l'atmosphère normale avant de cesser complètement au bout de quelques heures.

L'émission de CO_2, très importante à la sortie de l'immersion, s'est ensuite maintenue à un niveau assez élevé pour donner un Q. R. supérieur à 1,32. Ce CO_2 est d'origine respiratoire et fermentaire, comme celui qui est produit par les tissus après

un traitement par la Rindite. Nous allons déterminer l'augmentation de la glycolyse due à l'action du cyanure de potassium en utilisant la même méthode que celle que nous avons adoptée dans le paragraphe précédent (Tableau 69).

TABLEAU 69

Quantités théoriques de CO_2F et de CO_2R dégagées après le traitement par le cyanure de potassium

Temps (en heures)	CO_2 total	CO_2R	CO_2F	$CO_2R + 3CO_2F$	$\frac{CO_2R + 3CO_2F}{CO_2 \text{ Témoin}}$
8	31	12	19	69	1,68
24	146	101	45	236	1,40
32	243	177	66	375	1,60
47	409	297	112	633	1,89
54	493	348	145	783	2,04
69	636	432	204	1 044	2,23

Nous pouvons remarquer sur ce tableau que le rapport $\frac{CO_2R + 3\ CO_2F}{CO_2 \text{ Témoin}}$ est toujours supérieur à 1. La glycolyse a donc été accrue par le cyanure comme elle l'avait été par la Rindite. Le cyanure de potassium produit donc une inhibition de l'effet Pasteur.

3) *Conclusion*

Nous venons de constater que le cyanure de potassium conduit à d'importantes perturbations des échanges respiratoires des boutures à un bourgeon. Pendant l'immersion de 24 heures, il réduit l'intensité respiratoire et l'émission de CO_2. Après l'immersion, la vitesse d'absorption s'accroît et devient analogue ou très légèrement supérieure à celle du Témoin. Parallèlement, l'émission de CO_2 devient très abondante, ce qui se traduit par un Q. R. élevé. Ce CO_2 est d'origine respiratoire et fermentaire. Le cyanure de potassium en induisant une fermentation intracellulaire produit un accroissement de la glycolyse par inhibition de l'effet Pasteur.

β) 2,4-DINITROPHÉNOL.

1) *Méthode expérimentale*

La méthode expérimentale suivie a été la même que celle qui a été utilisée pour l'étude de l'action du cyanure de potassium. Toutefois, pour des raisons d'ordre pratique, nous n'avons pas répété le Témoin. Dans l'interprétation des résultats nous adopterons les données obtenues pour le Témoin précédent. L'étude des échanges respiratoires a donc été faite d'une part, pendant la période d'immersion des boutures dans la solution, d'autre part, après le traitement pendant une durée de 100 heures. Une seule dose a été utilisée, celle qui s'est révélée efficace pour lever la dormance des bourgeons (1 000 mg/l).

2) *Résultats et observations*

Nous envisagerons d'abord les résultats obtenus pendant l'immersion puis ceux obtenus après l'immersion.

a) *Etude des échanges respiratoires pendant l'immersion.*

Au bout de 24 heures, l'absorption d'oxygène et le dégagement de CO_2 ont été mesurés. Le tableau 70 indique les quantités observées pour le lot Témoin et pour le lot traité par le dinitrophénol.

TABLEAU 70

Quantités d'oxygène absorbé et de CO_2 dégagé (exprimées en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) au bout de 24 heures d'immersion dans l'eau (témoin) et dans une solution de dinitrophénol

	Oxygène absorbé	CO_2 dégagé	Quotient respiratoire
Témoin...........	55	105	1,91
Dinitrophénol	87	154	1,77

Plusieurs remarques sont à faire sur ces résultats :

1) L'intensité respiratoire pendant l'immersion dans la solution de dinitrophénol a été supérieure de 58 % à celle du Témoin. Le dinitrophénol s'est donc comporté comme un accélérateur de la respiration et non comme un inhibiteur. Ce fait n'a rien de surprenant car cette substance peut inhiber ou activer l'absorption d'oxygène suivant la dose à laquelle elle est appliquée (Beevers, 1953). Il semble donc que la dose de 1 000 mg/l soit capable d'accélérer l'absorption d'oxygène des boutures à un bourgeon.

2) Le dégagement de CO_2 est considérablement accru, ce qui donne un Q. R. très élevé (1,77). Là encore, on peut admettre qu'une partie de ce CO_2 est d'origine fermentaire.

b) *Etude des échanges respiratoires après le traitement.*

Après le traitement, les échanges respiratoires ont été mesurés pendant 100 heures. Les résultats obtenus figurent sur le tableau 71.

TABLEAU 71

Quantités d'oxygène absorbé et de CO_2 dégagé (exprimées en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) après l'immersion dans une solution de dinitrophénol

Temps (en heures)	Oxygène absorbé	CO_2 dégagé	Quotient respiratoire
8	30	47	1,57
22	145	214	1,47
31	241	352	1,46
46	380	565	1,49
55	433	658	1,52
70	609	903	1,48
85	689	1 058	1,54
100	810	1 279	1,58

La figure 61 représente les variations des quantités d'oxygène et de CO_2 ainsi déterminées. Nous y avons également reporté la droite calculée à partir des quantités d'oxygène absorbé, de même que la droite qui correspond au Témoin et qui a été

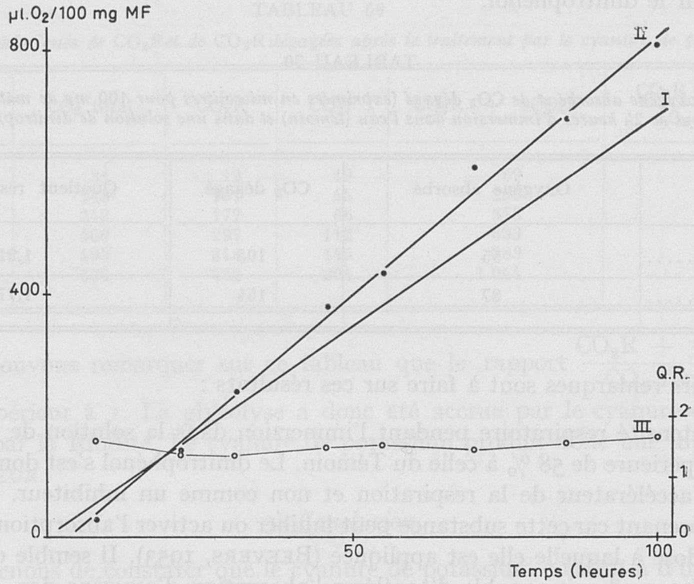


FIG. 61. — Variations de l'absorption d'oxygène (exprimée en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) et du quotient respiratoire en fonction du temps (en heures) à la température de 20° C, après un traitement par le dinitrophénol. I : absorption d'oxygène des boutures témoins. II : absorption d'oxygène des boutures traitées. III : quotient respiratoire des boutures traitées.

établie pour le traitement par le cyanure de potassium (fig. 60). Les résultats du calcul de la courbe théorique d'absorption d'oxygène après le traitement par le dinitrophénol sont donnés par le tableau 72.

TABLEAU 72

Droite de régression de l'absorption d'oxygène sur le temps après le traitement par le dinitrophénol

Equation de la droite de régression	Valeur de t	Signification
$Y = -30{,}524 + 8{,}588\ X$	35,1	$S - P < 0{,}001$

La droite calculée est donc significative. La pente de cette droite va nous servir à comparer l'absorption d'oxygène à celle du Témoin. Le rapport des 2 vitesses est égal à 1,22. Le traitement par le dinitrophénol a donc accéléré légèrement la vitesse de respiration, même après l'immersion.

Le dégagement de CO_2 après l'immersion est également très abondant puisque le Q. R. oscille entre 1,46 et 1,58. Là encore, il y a eu induction d'une fermentation

par le traitement. Comme dans le cas du cyanure de potassium nous avons calculé l'importance de l'augmentation de la glycolyse par rapport au Témoin. Les calculs ont été effectués en supposant que le Q. R. du Témoin reste égal à 1 (Tableau 73).

TABLEAU 73

Quantités théoriques de CO_2F et de CO_2R (exprimées en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) dégagées après le traitement par le dinitrophénol

Temps (en heures)	CO_2 total	CO_2R	CO_2F	$CO_2R + 3CO_2F$	$\frac{CO_2R + 3CO_2F}{CO_2 \text{ Témoin}}$
8	47	30	17	81	1,40
22	214	145	69	352	2,26
31	352	241	111	574	2,61
46	565	380	185	935	2,88
55	658	433	225	1 108	2,86
70	903	609	294	1 491	3,02
85	1 058	689	369	1 796	3,00
100	1 279	810	469	2 217	3,14

Comme nous pouvons le constater, le rapport $\frac{CO_2R + 3\ CO_2F}{CO_2 \text{ Témoin}}$ est toujours supérieur à 1. Le traitement par le dinitrophénol a donc augmenté la glycolyse en inhibant l'effet PASTEUR.

3) *Conclusion*

Le dinitrophénol se comporte donc, à la dose employée, comme un activateur de l'absorption d'oxygène surtout pendant la période d'immersion. Après le traitement cet effet se maintient mais il est beaucoup plus atténué. Parallèlement, le dinitrophénol induit dans les tissus traités une intense fermentation qui subsiste pendant plusieurs jours et entraîne une forte augmentation de la glycolyse.

γ) AZOTURE DE SODIUM.

1) *Méthode expérimentale*

Le même dispositif expérimental que celui que nous avons utilisé pour le dinitrophénol a été adopté pour l'azoture de sodium. La dose employée est celle qui a provoqué une levée de dormance : 500 mg par l.

2) *Résultats et observations*

Nous étudierons en premier lieu les résultats obtenus pendant l'immersion et enfin ceux obtenus après le traitement.

a) *Etude des échanges respiratoires pendant l'immersion.*

Nous avons déterminé, après 24 heures d'immersion dans la solution d'azoture de sodium, les quantités d'oxygène absorbé et de CO_2 dégagé (Tableau 74).

Ce tableau nous montre que pendant le traitement par l'azoture de sodium l'intensité respiratoire est réduite de 23,6 % par rapport au Témoin. Cette réduction est sensiblement du même ordre que celle qui a été enregistrée pour le cyanure de potas-

TABLEAU 74

Quantités d'oxygène absorbé et de CO_2 dégagé (exprimées en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) au bout de 24 heures d'immersion dans l'eau (témoin) et dans une solution d'azoture de sodium

	Oxygène absorbé	CO_2 dégagé	Quotient respiratoire
Témoin.................	55	105	1,91
Azoture de sodium	42	145	3,45

sium. Par contre le dégagement de CO_2 est très important, ce qui se traduit par un Q. R. de 3,45. Il s'est produit, outre la fermentation due à l'immersion dans l'eau, une fermentation provoquée par l'azoture de sodium.

b) *Etude des échanges respiratoires après le traitement.*

Les mesures d'absorption d'oxygène et de dégagement de CO_2 ont été effectuées pendant 116 heures. Les résultats observés sont reportés sur le tableau 75.

TABLEAU 75

Quantités d'oxygène absorbé et de CO_2 dégagé (exprimées en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) après l'immersion dans l'eau (témoin) et dans une solution d'azoture de sodium

Temps (en heures)	Oxygène absorbé	CO_2 dégagé	Quotient respiratoire
22	227	291	1,28
48	437	540	1,24
70	572	703	1,23
94	700	861	1,23
118	947	1 128	1,19
142	1 135	1 330	1,17
166	1 279	1 483	1,16

La figure 62 représente les variations de ces quantités observées en fonction du temps. Comme pour le cyanure de potassium et le dinitrophénol, nous avons calculé la droite théorique à partir des quantités d'oxygène absorbé. Cette droite est significative comme le montre le tableau 76.

TABLEAU 76

Droite de régression de l'absorption d'oxygène sur le temps après le traitement par l'azoture de sodium

Equation de la droite	Valeur de t	Signification
$Y = 61{,}080 + 7{,}378\ X$	41,4	S — $P < 0{,}001$

Si nous comparons la vitesse de respiration après le traitement par l'azoture de sodium à celle du Témoin nous constatons qu'elle sont peu différentes. Après le traitement l'intensité respiratoire des tissus augmente et se maintient au niveau de celle du Témoin.

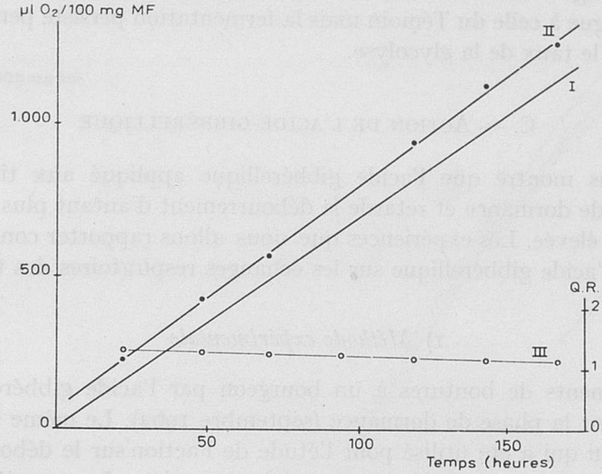


FIG. 62. — Variations de l'absorption d'oxygène (exprimée en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) et du quotient respiratoire en fonction du temps (en heures), à la température de 20° C, après un traitement par l'azoture de sodium. I : absorption d'oxygène des boutures témoins. II : absorption d'oxygène des boutures traitées. III : quotient respiratoire des boutures traitées.

Le dégagement de CO_2 est ici encore supérieur à celui du Témoin. Le quotient respiratoire, toujours supérieur à 1, diminue au cours de l'expérience de 1,28 à 1,16. Il y a donc fermentation intracellulaire. Les résultats semblent indiquer que cette fermentation est moins importante que dans le cas du cyanure de potassium et du dinitrophénol. Toutefois le tableau 77 nous montre que la glycolyse est encore intense puisque le rapport $\frac{CO_2R + 3\ CO_2F}{CO_2\ \text{Témoin}}$ est toujours supérieur à 1.

TABLEAU 77

Quantités théoriques de CO_2F et CO_2R (exprimées en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) dégagées après le traitement par l'azoture de sodium

Temps (en heures)	CO_2 total	CO_2R	CO_2F	$CO_2R + 3CO_2F$	$\frac{CO_2R + 3\ CO_2F}{CO_2\ \text{Témoin}}$
22	291	227	64	419	2,69
48	540	437	103	746	2,20
70	703	572	131	965	1,95
94	861	700	161	1 183	1,78
118	1 128	947	181	1 490	1,79
142	1 330	1 135	195	1 720	1,72
166	1 483	1 279	204	1 891	1,62

L'azoture de sodium se comporte donc comme les autres inhibiteurs de la respiration puisqu'il accroît la glycolyse en inhibant l'effet PASTEUR.

3) *Conclusion*

Pendant l'immersion dans une solution d'azoture de sodium à 500 mg/l, les tissus subissent une réduction de leur intensité respiratoire en même temps qu'ils deviennent le siège d'une fermentation. Après le traitement, l'intensité respiratoire redevient analogue à celle du Témoin mais la fermentation persiste pendant plusieurs jours et accroît le taux de la glycolyse.

C. — Action de l'acide gibbérellique

Nous avons montré que l'acide gibbérellique appliqué aux tissus dormants accentue l'état de dormance et retarde le débourrement d'autant plus fortement que la dose est plus élevée. Les expériences que nous allons rapporter concernent l'étude de l'action de l'acide gibbérellique sur les échanges respiratoires des tissus.

1) *Méthode expérimentale*

Les traitements de boutures à un bourgeon par l'acide gibbérellique ont été effectués pendant la phase de dormance (septembre 1962). Le même schéma expérimental que celui qui a été utilisé pour l'étude de l'action sur le débourrement a été adopté ici. Deux séries d'expériences ont été entreprises. La première a porté sur des boutures témoins, la seconde sur des boutures préalablement traitées par la Rindite. Pour chaque série, 4 doses ont été employées (0, 10, 100, 200 mg./l) que nous désignerons par AG 0, AG 10, AG 100, AG 200. Pour chaque dose nous avons utilisé 6 fioles contenant chacune une bouture à un bourgeon : 3 avec KOH, 3 sans KOH. Après une immersion de 24 heures dans les solutions, les boutures sont placées dans des fioles à 20° C et les échanges respiratoires sont observés pendant plusieurs jours.

2) *Résultats et observations*

Nous envisagerons successivement les résultats relatifs au lot Témoin (sans traitement préalable par la Rindite) et ceux relatifs au lot ayant subi un traitement préalable par la Rindite.

TABLEAU 78

Quantités d'oxygène absorbé et de CO_2 dégagé (exprimées en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) après le traitement par l'acide gibbérellique

Temps (en heures)	AG0			AG 10			AG 100			AG 200		
	Oxy.	CO_2	Q. R.	Oxy.	CO_2	Q. R.	Oxy.	CO_2	Q. R.	Oxy.	CO_2	Q. R.
21	98	94	0,96	132	132	1,00	123	123	1,00	111	111	1,00
45	257	253	0,98	332	335	1,01	311	315	1,01	301	307	1,01
69	392	388	0,99	509	508	1,00	486	486	1,00	491	491	1,00
93	555	555	1,00	733	726	0,99	741	740	1,00	728	722	0,99
141	868	860	0,99	1 126	1 115	0,99	1 117	1 110	0,99	1 159	1 147	0,99
165	994	994	1,00	1 297	1 297	1,00	1 314	1 318	1,00	1 339	1 333	1,00
189	1 143	1 143	1,00	1 453	1 450	1,00	1 467	1 468	1,00	1 508	1 502	1,00
213	1 288	1 280	0,99	1 577	1 574	1,00	1 600	1 596	1,00	1 642	1 636	1,00

a) *Sans traitement préalable par la Rindite (Témoin).*

Nous indiquons sur le tableau 78 les quantités d'oxygène absorbé, les quantités de CO_2 dégagé et les quotients respiratoires pour les différentes doses.

La figure 63 montre les variations des quantités d'oxygène absorbé en fonction du temps.

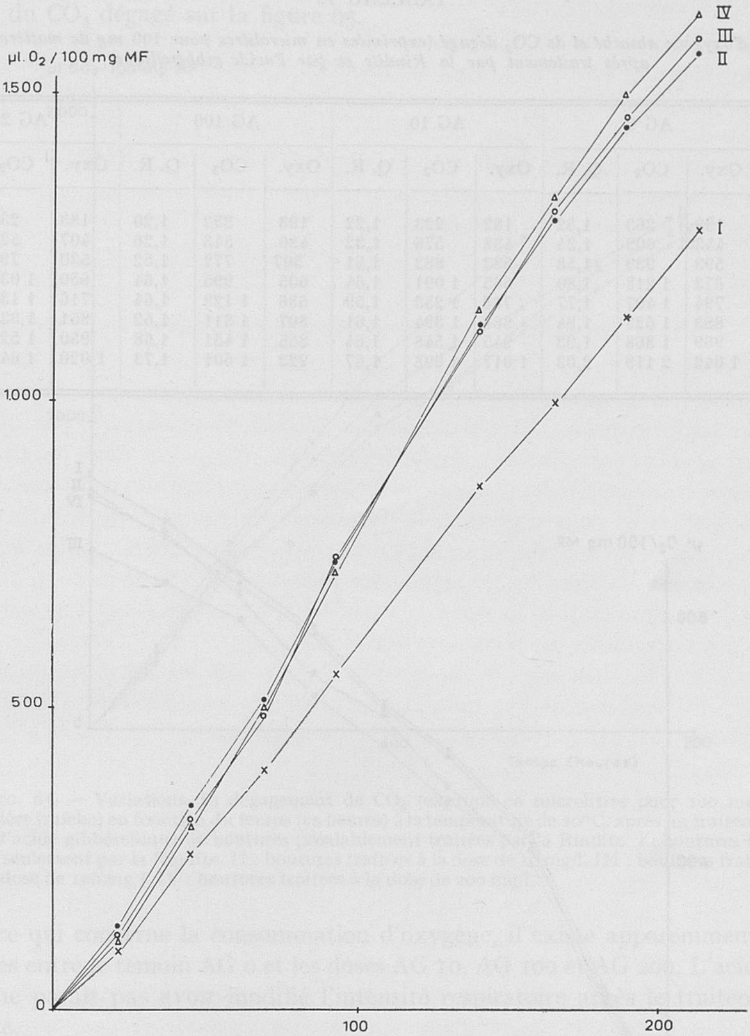


Fig. 63. — Variations de l'absorption d'oxygène (exprimée en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) en fonction du temps (en heures) à la température de 20° C, après un traitement par l'acide gibbérellique. I : boutures témoins. II : boutures traitées à la dose de 10 mg/l. III : boutures traitées à la dose de 100 mg/l. IV : boutures traitées à la dose de 200 mg/l.

En examinant ce tableau et la figure 63 nous pouvons faire deux observations :

1) La quantité d'oxygène absorbé après traitement par l'acide gibbérellique est supérieure à celle du Témoin AG 0 simplement immergé dans l'eau. D'autre part, la

dose ne semble pas influencer l'intensité respiratoire puisque les 3 doses AG 10, AG 100 et AG 200, ont un effet sensiblement identique sur l'absorption d'oxygène.

2) L'acide gibbérellique ne modifie pas le quotient respiratoire qui reste toujours voisin de 1.

TABLEAU 79

Quantités d'oxygène absorbé et de CO_2 dégagé (exprimées en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) après traitement par la Rindite et par l'acide gibbérellique

Temps (en heures)	AG 0			AG 10			AG 100			AG 200		
	Oxy.	CO_2	Q. R.	Oxy.	CO_2	Q. R.	Oxy.	CO_2	Q. R.	Oxy.	CO_2	Q. R.
21	199	263	1,32	182	223	1,22	193	232	1,20	183	231	1,26
45	453	609	1,34	438	576	1,32	430	543	1,26	407	525	1,29
72	593	939	1,58	583	882	1,51	507	772	1,52	530	793	1,50
93	673	1 213	1,80	665	1 091	1,64	605	995	1,64	650	1 034	1,59
117	794	1 407	1,77	788	1 253	1,59	686	1 123	1,64	716	1 136	1,59
141	883	1 623	1,84	868	1 394	1,61	807	1 311	1,62	851	1 334	1,57
165	969	1 868	1,93	945	1 548	1,64	865	1 451	1,68	950	1 527	1,61
189	1 042	2 119	2,03	1 017	1 698	1,67	923	1 601	1,73	1 020	1 644	1,61

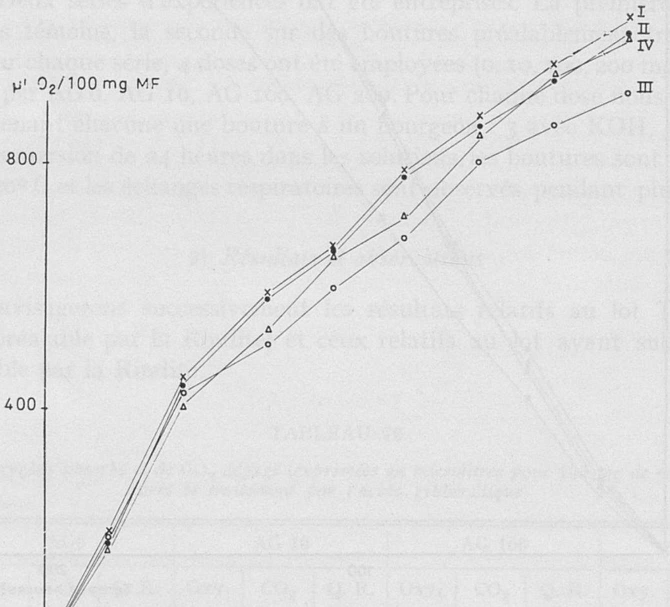


FIG. 64. — Variations de l'absorption d'oxygène (exprimée en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) en fonction du temps (en heures), à la température de 20° C, après un traitement par l'acide gibbérellique de boutures préalablement traitées par la Rindite. I : boutures traitées seulement par la Rindite. II : boutures traitées à la dose de 10 mg/l. III : boutures traitées à la dose de 100 mg/l. IV : boutures traitées à la dose de 200 mg/l.

b) *Après traitement préalable par la Rindite.*

Les mesures de consommation d'oxygène et de dégagement de CO_2 ont été faites à intervalles plus ou moins réguliers pendant une durée de 189 heures. Les résultats de ces mesures sont donnés par le tableau 79.

Les variations des quantités d'oxygène absorbé sont représentées sur la figure 64 et celles du CO_2 dégagé sur la figure 65.

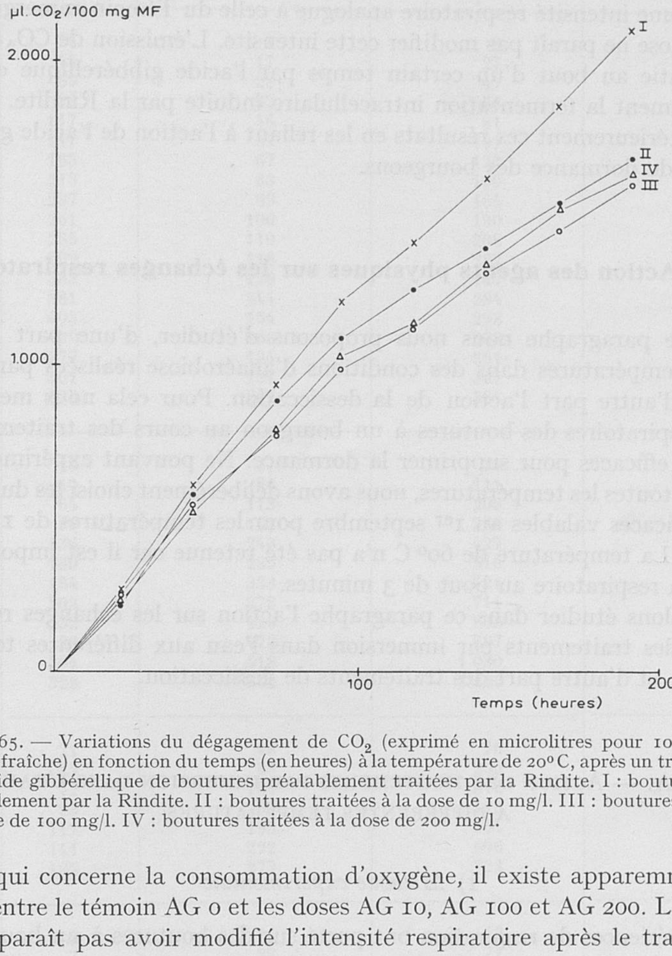


FIG. 65. — Variations du dégagement de CO_2 (exprimé en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) en fonction du temps (en heures) à la température de 20° C, après un traitement par l'acide gibbérellique de boutures préalablement traitées par la Rindite. I : boutures traitées seulement par la Rindite. II : boutures traitées à la dose de 10 mg/l. III : boutures traitées à la dose de 100 mg/l. IV : boutures traitées à la dose de 200 mg/l.

En ce qui concerne la consommation d'oxygène, il existe apparemment peu de différences entre le témoin AG 0 et les doses AG 10, AG 100 et AG 200. L'acide gibbérellique ne paraît pas avoir modifié l'intensité respiratoire après le traitement par la Rindite.

Le dégagement de CO_2 subit également peu de modifications. Toutefois la vitesse d'émission diminue sensiblement pour les doses AG 10, AG 100 et AG 200, au bout de 48 heures. Cette diminution s'accentue avec le temps et l'écart devient très marqué à la fin de l'expérience. Il n'existe que de très faibles différences entre les quantités de CO_2 correspondant à chacune des doses. Le Q. R. reste toutefois toujours supérieur à 1 comme dans le cas de la dose AG 0. L'acide gibbérellique n'a donc pas inhibé complètement la fermentation induite par la Rindite. Il la réduit simplement au bout d'un certain temps.

3) *Conclusion*

Nous venons de démontrer que l'acide gibbérellique, appliqué à des boutures à un bourgeon pendant la phase de dormance, augmente l'intensité respiratoire sans modifier le quotient respiratoire. Les 3 doses utilisées (AG 10, AG 100 et AG 200) semblent produire le même effet.

Après un traitement préalable par la Rindite, les tissus traités par l'acide gibbérellique ont une intensité respiratoire analogue à celle du Témoin immergé dans l'eau (AG 0). La dose ne paraît pas modifier cette intensité. L'émission de CO_2 au contraire semble ralentie au bout d'un certain temps par l'acide gibbérellique qui n'inhibe que partiellement la fermentation intracellulaire induite par la Rindite. Nous interpréterons ultérieurement ces résultats en les reliant à l'action de l'acide gibbérellique sur la levée de dormance des bourgeons.

II — Action des agents physiques sur les échanges respiratoires.

Dans ce paragraphe nous nous proposons d'étudier, d'une part l'action des différentes températures dans des conditions d'anaérobiose réalisées par immersion dans l'eau, d'autre part l'action de la dessiccation. Pour cela nous mesurerons les échanges respiratoires des boutures à un bourgeon au cours des traitements qui se sont révélés efficaces pour supprimer la dormance. Ne pouvant expérimenter toutes les durées et toutes les températures, nous avons délibérément choisi les durées minima de séjour efficaces valables au 1er septembre pour les températures de 1, 10, 20, 30, 40 et 50° C. La température de 60° C n'a pas été retenue car il est impossible d'établir un bilan respiratoire au bout de 3 minutes.

Nous allons étudier dans ce paragraphe l'action sur les échanges respiratoires, d'une part des traitements par immersion dans l'eau aux différentes températures de 1 à 50° C, et d'autre part des traitements de dessiccation.

A. — Action des traitements par immersion dans l'eau à différentes températures

1) *Méthode expérimentale*

Les expériences de respiration ont porté sur des boutures à un bourgeon prélevées pendant la période de dormance (septembre, octobre et novembre 1962) et conformes aux dimensions fixées plus haut.

Pour chaque température, 6 fioles (3 avec KOH, 3 sans KOH) contenant chacune une bouture, ont été utilisées. Dans chaque fiole nous avons versé suffisamment d'eau pour recouvrir complètement la bouture. Généralement 10 ml suffisent pour des fioles de 36 ml environ. Les mesures des échanges respiratoires sont faites tout au long de la période de séjour, à des intervalles de temps variables. La durée de l'expérience correspond à la durée minimum de séjour efficace observée le 1er septembre.

TABLEAU 80

Quantités d'oxygène absorbé et de CO_2 dégagé (exprimées en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) pendant l'immersion dans l'eau

Température	Temps (en heures)	Oxygène absorbé	CO_2 dégagé	Quotient respiratoire
1° C	24	7	8	1,14
	45	17	27	1,59
	69	28	47	1,68
	93	39	68	1,74
	117	46	81	1,76
	141	57	101	1,77
	165	67	120	1,79
	213	83	150	1,81
	237	89	165	1,85
	261	100	190	1,90
	285	110	208	1,89
	309	118	227	1,92
	333	129	247	1,91
	381	144	284	1,97
	405	154	298	1,95
	429	166	308	1,86
	477	184	351	1,91
	501	191	367	1,92
	525	202	384	1,90
10° C	16	27	34	1,26
	40	66	111	1,68
	64	113	203	1,79
	88	161	288	1,78
	136	240	427	1,78
	160	285	516	1,81
	184	333	621	1,86
	208	378	711	1,88
	232	428	808	1,89
	280	472	897	1,90
	304	518	1 030	1,99
	328	561	1 120	1,99
20° C	21	48	76	1,58
	45	88	200	2,27
	72	134	312	2,33
	93	159	410	2,58
	117	195	504	2,58
	141	222	606	2,73
	165	277	723	2,61
30° C	4	16	42	2,63
	7	26	71	2,73
	22	62	200	3,23
	31	83	270	3,25
	48	122	425	3,48
40° C	4	5	60	12,00
	19	20	420	21,00
	24	27	564	20,88
50° C	0,50	0	9	—

TABLEAU 81

Droites de régression de l'absorption d'oxygène et du dégagement de CO_2 sur le temps pendant l'immersion dans l'eau

Température	Nature du gaz	Equation de la droite de régression	Valeur de *t*	Signification
1° C	Oxygène	Y = 0,168 + 0,381 X	146,4	S — P < 0,001
	CO_2	Y = 5,339 + 0,745 X	147,8	S — P < 0,001
10° C	Oxygène	Y = 6,610 + 1,717 X	49,5	S — P < 0,001
	CO_2	Y = — 22,327 + 3,448 X	58,4	S — P < 0,001
20° C	Oxygène	Y = 18,417 + 1,520 X	29,5	S — P < 0,001
	CO_2	Y = — 6,842 + 4,402 X	69,2	S — P < 0,001
30° C	Oxygène	Y = 8,309 + 2,388 X	52,0	S — P < 0,001
	CO_2	Y = 8,400 + 8,625 X	96,9	S — P < 0,001
40° C	Oxygène	Y = 0,193 + 1,090 X	23,2	S — 0,01 < P < 0,001
	CO_2	Y = — 17,040 + 23,663 X	20,4	S — 0,01 < P < 0,001

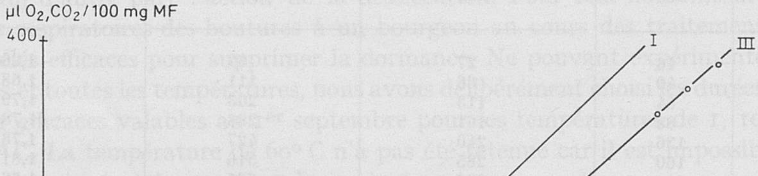


FIG. 66. — Variations de l'absorption d'oxygène et du dégagement de CO_2 (exprimés en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) en fonction du temps (en heures) pour des boutures immergées dans l'eau à 1° C. I : droite de régression de l'absorption d'oxygène sur le temps dans une atmosphère normale (air). II : absorption d'oxygène dans l'eau. III : dégagement de CO_2 dans l'eau.

2) *Résultats et observations*

Nous avons calculé pour chaque température les quantités d'oxygène absorbé et de CO_2 dégagé et établi les quotients respiratoires. Tous les résultats sont reportés sur le tableau 80.

Les variations de la consommation d'oxygène et du dégagement de CO_2 sont représentées sur les figures 66, 67, 68, 69, 70. Nous avons également calculé les droites théoriques de variation de l'absorption d'oxygène et du dégagement de CO_2 en fonction du temps. Les résultats de ces calculs figurent sur le tableau 81.

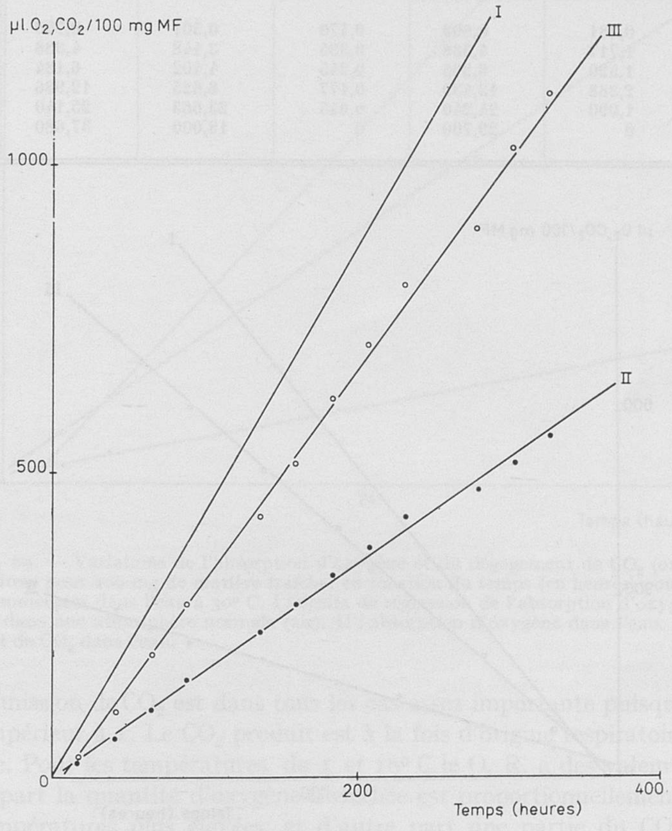


Fig. 67. — Variations de l'absorption d'oxygène et du dégagement de CO_2 (exprimés en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) en fonction du temps (en heures) pour des boutures immergées dans l'eau à 10° C. I : droite de régression de l'absorption d'oxygène sur le temps dans une atmosphère normale (air). II : absorption d'oxygène dans l'eau. III : dégagement de CO_2 dans l'eau.

Nous pouvons constater que toutes ces droites sont significatives, ce qui va nous permettre de comparer les vitesses d'absorption d'oxygène et de dégagement de CO_2 dans l'eau et dans l'air normal (Tableau 82).

La figure 71 représente les variations du rapport des vitesses d'absorption d'oxygène $\frac{\text{(Vitesse dans l'eau)}}{\text{(Vitesse dans l'air)}}$.

TABLEAU 82

Comparaison des vitesses d'absorption d'oxygène et de dégagement de CO_2 dans l'eau et dans l'air normal

Température	Absorption d'oxygène			Dégagement de CO_2		
	V (eau)	V (air)	V (eau) / V (air)	V (eau)	V (air)	V (eau) / V (air)
1° C	0,381	0,809	0,470	0,501	0,790	0,634
10° C	1,717	4,338	0,395	3,448	4,338	0,795
20° C	1,520	6,205	0,245	4,402	6,184	0,712
30° C	2,388	13,439	0,177	8,625	12,986	0,664
40° C	1,090	24,240	0,045	23,663	25,140	0,941
50° C	0	29,700	0	18,000	37,680	0,477

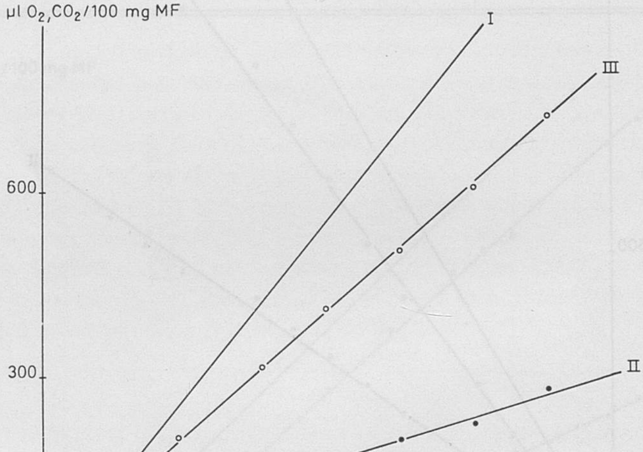


FIG. 68. — Variations de l'absorption d'oxygène et du dégagement de CO_2 (exprimés en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) en fonction du temps (en heures) pour des boutures immergées dans l'eau à 20° C. I : droite de régression de l'absorption d'oxygène sur le temps dans une atmosphère normale (air). II : absorption d'oxygène dans l'eau. III : dégagement de CO_2 dans l'eau.

Sur tous ces résultats plusieurs observations sont à faire :

1) L'intensité respiratoire subit dans l'eau une réaction variable avec la température. La figure 71 nous montre que cette réduction est d'autant plus grande

que la température est plus élevée. Ce phénomène trouve une explication dans le fait que le coefficient de solubilité de l'oxygène dans l'eau s'accroît quand la température diminue. Ainsi, aux températures basses (1 et 10° C), la teneur élevée en oygène de l'eau permet une respiration moins réduite qu'aux températures hautes (30, 40 et 50° C). A 50° C la teneur en oxygène de l'eau est si faible qu'aucune respiration ne se produit.

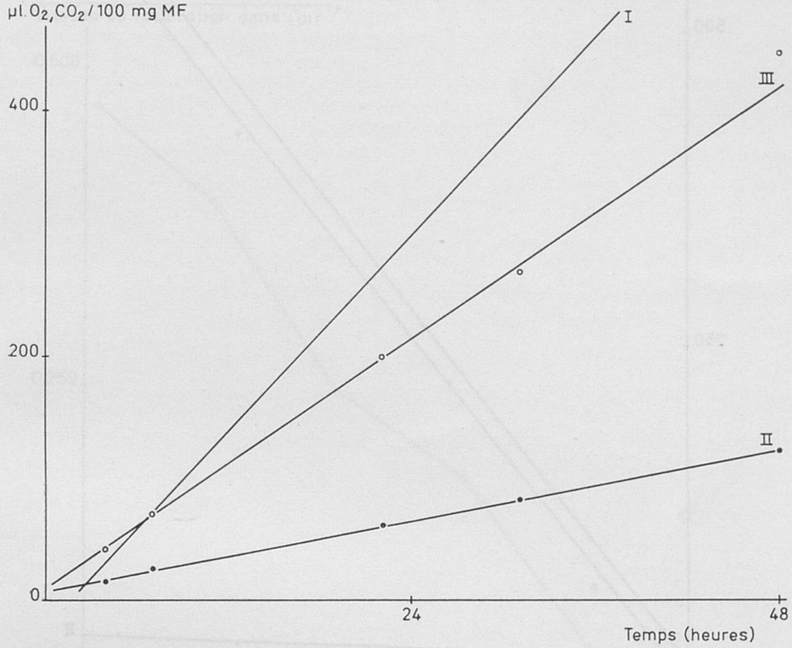


Fig. 69. — Variations de l'absorption d'oxygène et du dégagement de CO_2 (exprimés en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) en fonction du temps (en heures) pour des boutures immergées dans l'eau à 30° C. I : droite de régression de l'absorption d'oxygène sur le temps dans une atmosphère normale (air). II : absorption d'oxygène dans l'eau. III : dégagement de CO_2 dans l'eau.

2) L'émission de CO_2 est dans tous les cas assez importante puisque le Q. R. est toujours supérieur à 1. Le CO_2 produit est à la fois d'origine respiratoire et d'origine fermentaire. Pour les températures de 1 et 10° C le Q. R. a des valeurs assez faibles car, d'une part la quantité d'oxygène absorbée est proportionnellement plus grande qu'aux températures plus élevées, et d'autre part une partie du CO_2 formé reste probablement dans les tissus à l'état dissous ou combiné. A la température de 40° C le Q. R. atteint des valeurs élevées car la quantité d'oxygène absorbé est très faible. A 50° C, au bout de 30 minutes, une très petite quantité de CO_2 d'origine fermentaire se dégage alors que l'absorption d'oxygène peut être considérée comme nulle.

3) *Conclusion*

L'intensité respiratoire de boutures à un bourgeon immergées dans l'eau est réduite par rapport à ce qu'elle est dans l'air normal. La réduction est d'autant plus

faible que la température est plus basse. Parallèlement, une fermentation intracellulaire est induite à toutes les températures et fait apparaître un Q. R. très supérieur à 1.

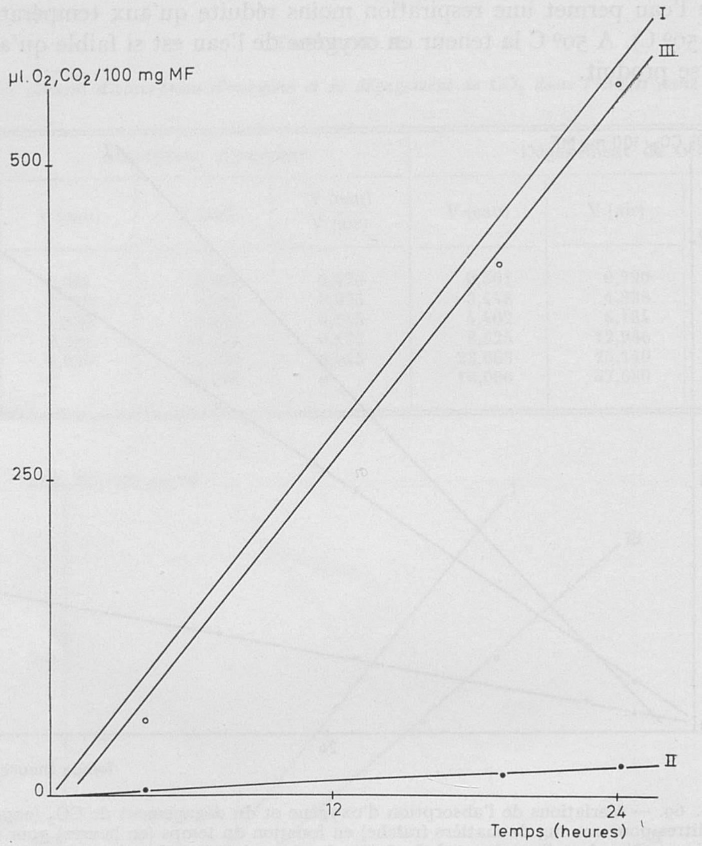


FIG. 70. — Variations de l'absorption d'oxygène et du dégagement de CO_2 (exprimés en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) en fonction du temps (en heures) pour des boutures immergées dans l'eau à 40° C. I : droite de régression de l'absorption d'oxygène sur le temps dans une atmosphère normale (air). II : absorption d'oxygène dans l'eau. III : dégagement de CO_2 dans l'eau.

B. — Action des traitements de dessiccation

1) *Méthode expérimentale*

Pour déterminer l'action de la dessiccation sur les échanges respiratoires à 20° C nous avons opéré sur des boutures à un bourgeon prélevées pendant la phase de dormance. Les boutures ont été placées sans enveloppe en matière plastique dans une étuve à 30° C pendant 48 et 72 heures. La perte d'eau au cours du séjour est mesurée par pesée avant et après. A la sortie de l'étuve chaque bouture est placée dans une fiole de WARBURG. Pour chaque durée de séjour (48 et 72 heures), 6 boutures sont utilisées : 3 avec KOH et 3 sans KOH. Au bout de 48 heures nous avons enregistré

les pourcentages de dessiccation suivants : 22,5 ; 23,1 ; 24,0 ; 23,8 ; 24,6 ; 22,6. La moyenne est dans ce cas de : 23,4 %.

Au bout de 72 heures, les pourcentages sont : 27,8 ; 29,6 ; 30,5 ; 31,4 ; 27,5 ; 31,8. La moyenne est alors de 29,8 %. En même temps nous avons déterminé les échanges respiratoires des boutures témoins non déshydratées.

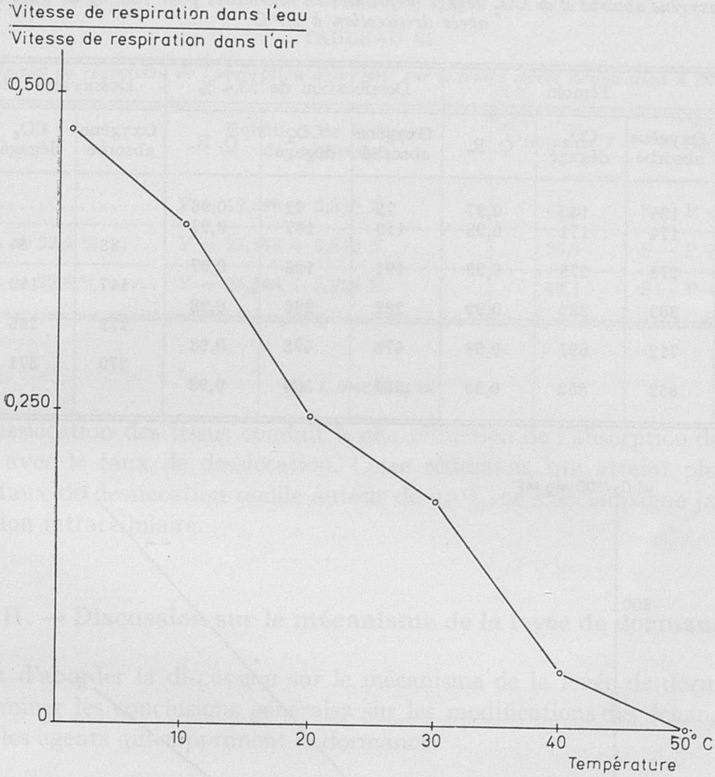


FIG. 71. — Variations du rapport des vitesses d'absorption d'oxygène $\frac{\text{V (eau)}}{\text{V (air)}}$ en fonction de la température.

2) *Résultats et observations*

Pour chaque durée de traitement nous avons calculé les quantités d'oxygène et de CO_2 échangées. Les quantités que donne le tableau 83 sont les moyennes des répétitions.

Nous avons représenté sur la figure 72 les variations de l'absorption d'oxygène en fonction du temps et calculé les droites correspondantes (Tableau 84).

Les droites calculées sont donc très significatives. Nous allons utiliser les vitesses d'absorption d'oxygène pour déterminer le pourcentage de réduction de l'intensité respiratoire à la suite du traitement de dessiccation. Une dessiccation de 23,4 % entraîne une réduction de 28,4 % et une dessiccation de 29,8 % une réduction de

56,3 % de la vitesse de respiration. On voit donc que l'absorption d'oxygène est assez fortement influencée par la dessiccation surtout à partir du pourcentage de 29,8 %. Dans notre étude sur la levée de dormance nous avons remarqué, qu'au delà d'un seuil compris entre 20 et 30 % de dessiccation, les boutures ne survivaient pas au

TABLEAU 83

Quantités d'oxygène absorbé et de CO_2 dégagé (exprimées en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) après dessiccation à 30° C

Temps (en heures)	Témoin			Dessiccation de 23,4 %			Dessiccation de 29,8 %		
	Oxygène absorbé	CO_2 dégagé	Q. R.	Oxygène absorbé	CO_2 dégagé	Q. R.	Oxygène absorbé	CO_2 dégagé	Q. R.
17	134	130	0,97	75	72	0,96			
24	174	171	0,98	110	107	0,97			
25							88	84	0,96
42	278	275	0,99	191	185	0,97			
47							147	143	0,97
64	393	389	0,99	292	286	0,98			
101							272	266	0,98
118	712	697	0,98	478	478	0,98			
149							379	371	0,98
150	862	853	0,99	581	569	0,98			

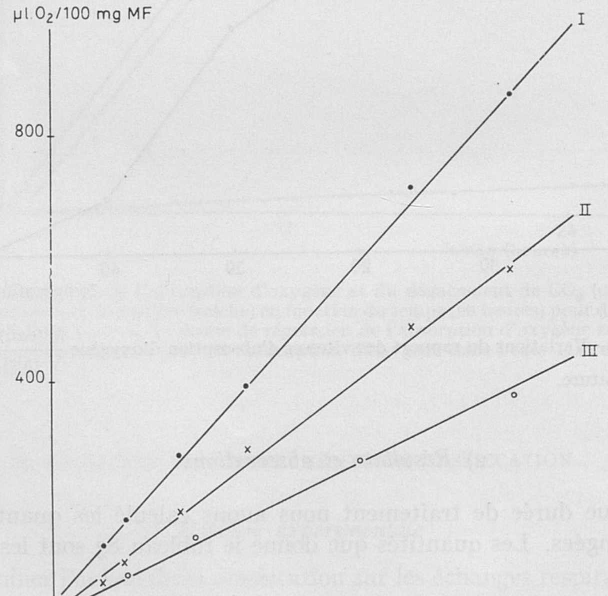


FIG. 72. — Variations de l'absorption d'oxygène (exprimée en microlitres pour 100 mg de matière fraîche) en fonction du temps (en heures) à la température de 20° C, après un traitement de dessiccation. I : boutures témoins. II : boutures ayant subi une dessiccation de 23,4 %. III : boutures ayant subi une dessiccation de 29,8 %.

traitement. Ce seuil n'est pas très éloigné de celui qui donne une réduction de 56,3 % de l'entensité respiratoire puisque les boutures ainsi déshydratées se sont nécrosées au bout de quelques jours.

Une autre observation intéressante concerne le dégagement de CO_2. Quel que soit le pourcentage de dessiccation nous n'avons jamais de Q. R. supérieur à 1. Il n'y a donc pas apparemment induction d'une fermentation par le traitement de dessiccation.

TABLEAU 84

Droites de régression de l'absorption d'oxygène sur le temps après dessiccation à 30° C

	Equation de la droite de régression	Valeur de t	Signification
Témoin	Y = 42,390 + 5,339 X	65,3	S — P < 0,001
Dessiccation de 23,4 %	Y = 25,148 + 3,822 X	25,9	S — P < 0,001
Dessiccation de 29,8 %	Y = 25,148 + 2,332 X	49,1	S — P < 0,001

3) *Conclusion*

La dessiccation des tissus conduit à une réduction de l'absorption de l'oxygène qui varie avec le taux de dessiccation. Cette réduction, qui atteint plus de 50 % quand le taux de dessiccation oscille autour de 30 %, ne s'accompagne jamais d'une fermentation intracellulaire.

III. — Discussion sur le mécanisme de la levée de dormance

Avant d'aborder la discussion sur le mécanisme de la levée de dormance nous allons examiner les conclusions générales sur les modifications des échanges respiratoires par les agents qui suppriment la dormance.

A. — Conclusion générale sur les modifications des échanges respiratoires par les agents de levée de dormance

De toutes les études que nous venons de faire il est possible de dégager des conclusions générales qui portent sur plusieurs points :

1) Tous les agents chimiques (Rindite, cyanure de potassium, dinitrophénol, azoture de sodium) utilisés avec succès pour lever la dormance possèdent en commun la propriété d'induire dans les tissus une fermentation alcoolique qui dure plusieurs jours.

2) Les traitements à différentes températures dans des conditions d'anaérobiose, réalisées par l'immersion dans l'eau ou l'exposition dans une atmosphère d'azote, conduisent également à une fermentation intracellulaire.

3) Parallèlement à la fermentation induite, l'intensité respiratoire des tissus peut, soit subir une augmentation, notamment après le traitement par la Rindite et

le dinitrophénol, soit rester sans modification sensible comme après le traitement par le cyanure de potassium et l'azote de sodium, soit subir une réduction variable avec la température à la suite de l'immersion dans l'eau, soit enfin être supprimée complètement par le séjour dans une atmosphère d'azote. Dans tous les cas que nous venons d'envisager, l'intensité respiratoire, quelle que soit son importance, ne semble jouer aucun rôle sur la levée de dormance. Seule, l'existence d'une fermentation intracellulaire constitue alors la condition nécessaire et suffisante pour réaliser la suppression de l'état de dormance.

4) La seule substance chimique (acide gibbérellique) qui ne provoque pas de fermentation, mais au contraire augmente l'intensité respiratoire, produit un effet inverse qui se traduit par une accentuation de l'état de dormance. Ce corps, s'il n'inhibe pas complètement la fermentation induite préalablement par la Rindite, la ralentit toutefois d'une manière suffisamment importante pour retarder considérablement la levée de dormance.

B. — Discussion

Il est donc indubitable que l'existence d'une fermentation intracellulaire est étroitement liée à la suppression de la dormance. Nous avons en effet donné de très nombreuses preuves qui nous permettent d'affirmer que tout facteur, de nature physique ou chimique, susceptible d'induire une fermentation dans les tissus, constitue un agent efficace pour supprimer la dormance. Si l'existence d'une fermentation est suffisante elle n'en est pas pour autant nécessaire dans tous les cas.

Nous n'avons pas le droit en effet de conclure que toute suppression de dormance nécessite l'induction d'une fermentation. Il existe en effet des cas où la dormance a été levée sans qu'il y ait eu préalablement existence de réactions de fermentation. Le traitement à 50 et 60° C dans des conditions d'aérobiose en constitue un exemple. Il y a en outre des cas où l'existence de ces réactions n'a pu être mise en évidence. C'est ainsi que les basses températures, inférieures à un seuil compris entre 5 et 10° C, suppriment la dormance dans des conditions d'aérobiose sans que le quotient respiratoire s'élève au-dessus de 1. De plus, il reste à démontrer que la déshydratation, qui favorise la levée de dormance, agit en produisant une fermentation. Tous ces cas que nous venons d'énumérer sont apparemment autant d'exceptions à la loi générale selon laquelle la fermentation serait nécessaire pour supprimer la dormance. Nous allons maintenant discuter chacune de ces exceptions avant d'énoncer une hypothèse générale sur le mode d'action des agents physiques et chimiques.

1) Les températures hautes, supérieures à un seuil situé entre 40 et 50° C et inférieures ou égales à 60° C, présentent la même efficacité en aérobiose et en anaérobiose. C'est là une preuve incontestable que le mécanisme d'action de ce traitement est d'une nature différente de celui des températures plus basses qui ne sont efficaces que dans des conditions d'anaérobiose. En étudiant l'effet de ces températures hautes nous avions suggéré qu'elles agissaient sur la structure physique du protoplasme. Il est évident qu'une telle affirmation n'est qu'une simple hypothèse qui cache notre ignorance de la nature intime du phénomène. Certains auteurs parlent de modifications des synapes lipo-protidiques ou du cytosquelette lipo-protidique. Quoi qu'il en soit, les températures élevées que nous venons de définir ont un effet sur la structure des protéines et des autres constituants complexes du cytoplasme. Il est évident que les

enzymes subissent également des modifications qui se répercutent sur leur activité physiologique en créant des perturbations du métabolisme cellulaire. En l'état actuel des connaissances dans ce domaine, il est difficile d'aller plus loin dans l'analyse de l'action des hautes températures. Nous nous bornerons à supposer que le mode d'action de ces températures est différent dans sa nature de celui des températures plus basses.

2) En ce qui concerne les températures basses, comprises entre 1° C et un seuil situé entre 5 et 10° C, la discussion nécessite un plus long développement. Nous avons montré que ces températures basses étaient efficaces pour lever la dormance même si elles étaient appliquées dans des conditions d'aérobiose. Leur vitesse d'action dans ce cas est toutefois plus faible que dans des conditions d'anaérobiose. Cette constatation constitue un argument en faveur de l'hypothèse selon laquelle le mode d'action de la température basse est le même en aérobiose qu'en anaérobiose. Mais il est nécessaire de rappeler ici que, dans les conditions naturelles, la levée de dormance des bourgeons s'effectue à basse température dans des conditions d'aérobiose. D'autre part, dans notre étude des échanges respiratoires à 1 et 5° C nous n'avons pas réussi à mettre en évidence la présence d'une fermentation dans les tissus. Au contraire, le Q. R. dans ce cas-là est inférieur à 1. Il semble donc, d'après tous ces résultats, que les basses températures agissent dans des conditions d'aérobiose par un mécanisme qui ne fait pas intervenir la fermentation. Cette conclusion appelle une discussion sur un plan beaucoup plus général.

Nous allons envisager d'abord l'action des températures basses au niveau du cytoplasme. Le froid augmente la viscosité cytoplasmique et, ce faisant, réduit considérablement la cyclose. Cette réduction de la cyclose a été étudiée par plusieurs auteurs (Olson et Dubuy 1940, Thimann et Kaufman, 1957 ; Kamiya, 1960) qui notent qu'elle s'accompagne toujours d'une diminution de l'intensité repiratoire. Cette diminution de l'intensité respiratoire aux basses températures est due au relentissement de l'utilisation de l'oxygène au niveau des mitochondries. En effet l'oxygène dissous dans le cytoplasme diffuse grâce aux mouvements de cyclose jusqu'aux mitochondries où se déroule le cycle de Krebs. Tout ralentissement de ces mouvements diminue donc la quantité d'oxygène mise à la disposition des mitochondries et par suite la respiration. Il en résulte donc que la réduction de l'intensité respiratoire des tissus aux basses températures est la conséquence d'au moins deux phénomènes, la diminution de la cyclose qui ralentit l'approvisionnement des mitochondries en oxygène et la diminution de l'activité des enzymes respiratoires. L'action du froid sur les enzymes en général et sur les enzymes respiratoires en particulier est encore assez peu connue. On n'ignore pas cependant que le froid exerce une action différentielle sur certains enzymes. C'est ainsi que chez certains tissus végétaux (Pomme de terre), les enzymes amylolytiques conservent une activité supérieure aux autres enzymes aux températures basses voisines de 0° C. Chez les végétaux ligneux pérennes, de nombreux travaux récents permettent de penser que l'amidon subit une hydrolyse même sous l'action des températures basses de l'hiver. Les résultats que nous avons obtenus au cours de l'étude des échanges respiratoires montrent nettement que l'absorption d'oxygène subit une importante réduction aux températures inférieures à un seuil situé entre 5 et 10° C. Le froid exerce une forte réduction sur l'intensité respiratoire des tissus. Cette réduction

peut résulter, soit d'une diminution importante de la cyclose, soit d'une diminution de l'activité enzymatique, soit des deux à la fois. Mais si, comme nous l'avons indiqué plus haut, l'activité des enzymes amylolytiques subit une réduction moins forte que celle des autres enzymes, il y aura accumulation dans le cytoplasme de substrats respiratoires qui ne seront pas entièrement utilisés pour la respiration trop réduite. D'autre part, la cyclose ralentie par le froid, diminue, en même temps que l'approvisionnement en oxygène, l'apport au niveau des mitochondries des métabolites provenant de la glycolyse, tels que l'acide pyruvique. Si la glycolyse continue à se poursuivre dans la masse du cytoplasme où se trouvent dispersés les enzymes qui la conditionnent, il risque d'y avoir accumulation de produits terminaux et notamment d'acide pyruvique. Si l'activité des enzymes du cycle de KREBS est limitée par la quantité d'oxygène fournie aux mitochondries, il est possible que des réactions de fermentation se produisent avec formation d'aldéhyde éthylique puis d'alcool éthylique ou de toute autre substance secondaire. On est alors en présence d'une fermentation et d'une respiration simultanées qui ont lieu dans un milieu aérobie. Mais tout ce qui précède n'est qu'une hypothèse qui envisage la possibilité, sous l'action des basses températures, d'une fermentation intracellulaire dans des conditions d'aérobiose. Ainsi se trouverait expliquée l'action du froid sur la levée de dormance par un mécanisme faisant intervenir la fermentation. S'il en était ainsi, il n'y aurait pas de différence dans la nature de l'action des températures basses en conditions d'aérobiose et d'anaérobiose. Mais une telle hypothèse, bien que disposant de plusieurs arguments en sa faveur, demande évidemment à être confirmée. Pour vérifier sa valeur, il faudrait mettre en évidence l'existence d'une fermentation dans les tissus, ce que l'étude des échanges respiratoires par la méthode manométrique de WARBURG ne nous a pas permis de faire. Par cette méthode nous avons observé que le Q. R. reste toujours inférieur à 1 aux basses températures. Une telle observation suppose, soit que les substrats respiratoires ne sont pas uniquement des glucides mais également des lipides, soit qu'une partie du CO_2 produit reste dans les tissus à l'état dissous ou combiné. La première hypothèse ne paraît pas très vraisemblable et demanderait de toute façon à être vérifiée. La seconde paraît plus plausible, encore qu'elle soit assez difficile à vérifier. Le CO_2 en effet, possède, aux basses températures, un coefficient de solubilité très élevé et il est certain qu'une quantité non négligeable reste à l'état dissous dans le cytoplasme. Il est possible également qu'une partie du CO_2 formé entre dans la synthèse de certaines substances et notamment des acides organiques. Chez les fruits conservés aux basses températures un tel phénomène est parfois constaté. Il y aurait intérêt à entreprendre une étude en vue de mesurer le CO_2 produit et de suivre son évolution à l'intérieur et à l'extérieur des cellules. En attendant, l'existence de ce CO_2 d'origine respiratoire ou fermentaire reste à établir.

Si cette hypothèse est exacte, l'action des basses températures sur la levée de dormance est une action indirecte. En effet, c'est la réduction de l'intensité respiratoire par le froid qui provoquerait l'induction d'une fermentation dans les tissus et par suite la suppression de la dormance. On conçoit donc que, s'il en est ainsi, toute cause qui contribue à restreindre l'intensité respiratoire accentue l'effet des basses températures sur la dormance. La plus grande vitesse d'action sur la levée de dormance, qui caractérise le traitement par l'immersion dans l'eau, constitue un exemple sinon une preuve de cette affirmation. Des expériences récentes, que nous n'avons

pas rapportées ici parce qu'elles demandent une confirmation, nous permettent encore d'appuyer cette thèse. Nous avons remarqué en effet que la durée minimum de séjour efficace aux basses températures (1 et 5° C) est plus courte pour des bourgeons ayant subi l'action du froid sur des boutures de 35 cm que pour des bourgeons soumis au traitement sur des boutures de 5 à 6 cm. Cette observation peut s'expliquer si l'on rappelle au préalable que l'intensité respiratoire par unité de poids est plus élevée pour les boutures de 5 à 6 cm que pour celles de 35 cm. Ainsi, les boutures de 35 cm ont une intensité respiratoire moins grande que celles de 5 à 6 cm pendant leur séjour aux basses températures. Puisque la durée minimum de séjour efficace est plus faible dans ce cas, il faut admettre que cette réduction de la respiration a accentué l'effet du froid sur la dormance. Des réactions de fermentation ont-elles été induites à la suite de cette réduction de l'intensité respiratoire ? Nous ne pouvons pas l'affirmer sans avoir cherché à mettre ces phénomènes en évidence. Quoi qu'il en soit, ce résultat encore fragmentaire, loin d'être en désaccord avec l'hypothèse que nous avons émise, semble au contraire la renforcer. Toutefois des recherches complémentaires sont à entreprendre pour apporter des preuves définitives. En attendant, nous ne pouvons considérer cette hypothèse que comme probable.

3) Si nous n'avons pas réussi à démontrer que la dessiccation conduit à une fermentation intracellulaire, nous avons par contre établi qu'elle réduit l'intensité respiratoire. Là encore, il semble que cette réduction ait pour conséquence une fermentation suivie d'une levée de dormance, ce qui reste évidemment à vérifier. La dessiccation, qui s'accompagne toujours d'une réduction de la respiration d'autant plus importante que la perte en eau est plus forte, est donc un agent dont le mécanisme d'action sur la dormance peut-être considéré jusqu'à preuve du contraire comme analogue à celui des basses températures dans des conditions d'aérobiose. Nous n'accordons à cette affirmation que la valeur d'une hypothèse. Il est bien évident qu'elle demande une confirmation avant d'être considérée comme exacte.

IV. — Conclusion

Au cours de ce chapitre, il a été démontré que les agent chimiques (Rindite, cyanure de potassium, dinitrophénol, azoture de sodium) induisent dans les tissus une fermentation qui paraît être à l'origine de la levée de dormance. Parallèlement, la respiration peut être augmentée légèrement, rester inchangée ou subir une très faible réduction. De toute manière, seule la fermentation paraît être la condition nécessaire et suffisante pour lever la dormance par les agents chimiques utilisés. Il en est de même pour les températures moyennes comprises entre un seuil situé entre 5 et 10° C et un autre seuil situé entre 40 et 50° C. Dans ce cas-là, l'induction d'une fermentation est absolument nécessaire et se révèle suffisante. L'intensité respiratoire ne semble jouer aucun rôle direct. Au-dessus du seuil compris entre 40 et 50° C, les températures hautes, inférieures à 60° C, agissent selon un mécanisme de nature différente, qui fait intervenir les modifications de la structure physique du protoplasme. Au-dessous du seuil compris entre 5 et 10° C, les températures basses, supérieures à 1° C, sont efficaces dans des conditions d'aérobiose. Mais la réduction de l'intensité respiratoire sous l'action du froid pourrait avoir pour conséquence l'induction de réactions fermentaires dont l'existence reste à mettre en évidence.

Ainsi le mécanisme de la levée de dormance des bourgeons serait double. Le premier consisterait en l'induction de réactions de fermentation intracellulaire dans les tissus dormants. C'est par ce mécanisme qu'agiraient les substances chimiques, la dessiccation, les températures basses (comprises entre 1° C et un seuil situé entre 5 et 10° C) dans des conditions d'aérobiose et d'anaérobiose, et les températures moyennes (comprises entre le seuil situé entre 5 et 10° C et celui situé entre 40 et 50° C) dans des conditions d'anaérobiose. Le second mécanisme consisterait en une modification de la structure et des propriétés physico-chimiques du protoplasme. C'est ainsi qu'agiraient les températures hautes, comprises entre 60° C et un seuil situé entre 40 et 50° C. Telle est l'hypothèse finale que nous formulons à la suite des observations et des discussions qui précèdent.

Cette hypothèse suppose donc que l'état de dormance peut être supprimé par deux processus différents par leur nature : le premier de nature biochimique, le second de nature physico-chimique. Nos résultats ne nous permettent pas de faire une analyse plus complète de ces deux processus. Le phénomène de levée de dormance est un des phénomènes physiologiques les plus complexes qui soient. Pour l'analyser il faudrait réussir à montrer comment l'action des agents physiques et chimiques aboutit dans la cellule au déclenchement des réactions biochimiques qui engendrent les mitoses et la croissance. Cette analyse doit permettre de découvrir une série de réactions en chaîne. A un niveau indéterminé de cette chaîne interviennent les auxines ou leurs précurseurs dont on ignore encore actuellement si leur présence est la cause ou la conséquence des phénomènes de croissance cellulaire après la levée de dormance. Il est donc apparent que cette chaîne de réactions est d'une très grande complexité, d'autant plus que de nombreux auteurs font intervenir l'action des inhibiteurs dont la disparition conditionne la reprise de la croissance. Le rôle exact de ces inhibiteurs est encore mal connu. Cependant Marinos et Hemberg (1960), étudiant le complexe inhibiteur β de la Pomme de terre, ont réussi à montrer qu'il inhibait la formation de l'ATP (acide adénosine-triphosphorique) en désaccouplant la phosphorylation oxydative. Son action serait donc analogue à celle du dinitrophénol. Il agirait également sur la cyclose en diminuant son intensité. Toutes ces propriétés se retrouvent chez de nombreux agents de levée de dormance (agents chimiques et physiques). S'il en est ainsi, on peut se demander si l'inhibiteur, qui est considéré comme l'agent responsable de la dormance, ne contribue pas également à sa suppression grâce à ses propriétés spécifiques, susceptibles d'induire une fermentation. Nous n'oserons pas avancer une telle affirmation, contradictoire en apparence, mais néanmoins empreinte de finalisme.

La chaîne de réactions conduisant à la levée de dormance apparaît donc d'une très grande complexité. Les résultats que nous avons obtenus nous autorisent toutefois à penser que des réactions de fermentation peuvent se situer au début de cette chaîne. Nous avons mis en évidence la présence d'alcool éthylique et d'aldéhyde éthylique mais rien ne prouve que ces corps soient indispensables. S'il existe dans les tissus une fermentation alcoolique, les produits formés peuvent être divers. On ne connaît pas actuellement toutes les substances formées dans les tissus végétaux placés dans des conditions favorables à une fermentation intracellulaire. Toute une étude biochimique est à faire sur cette question importante. Nous avons mis en évidence une fermentation alcoolique mais il n'est pas impossible qu'un autre type de fermentation soit présent. On peut concevoir en effet l'existence d'une fermentation lactique analogue à celle que Barker et El Saifi (1952) ont découvert dans le tubercule de

Pomme de terre. Il est également possible que le blocage du cycle de Krebs à un niveau quelconque produise l'accumulation dans les cellules d'un ou plusieurs métabolites indispensables pour la chaîne de réactions décrite ci-dessus. A ce sujet, il est important de noter l'intérêt que présente l'étude de Jolivet (1959) sur le métabolisme des tubercules de Pomme de terre après un traitement par la Rindite. Cet auteur a constaté en effet une accumulation importante d'acide succinique dans les tubercules traités. Une telle observation permet de supposer que la Rindite bloque le fonctionnement de l'enzyme qui transforme l'acide succinique en acide fumarique (déshydrogénase de l'acide succinique). Bien que la Rindite produise une fermentation alcoolique dans les tissus, il reste à déterminer le rôle éventuel de l'acide succinique dans la chaîne de réactions qui conduit à la levée de dormance. Une étude analogue est à entreprendre pour les autres agents chimiques et physiques.

On voit donc clairement que si des réactions de fermentation paraissent se situer au début de la chaîne de réactions, elles ne constituent qu'un simple maillon. Tous les autres maillons restent encore à découvrir pour comprendre enfin le processus physiologique de la levée de dormance.

* * *

Les transformations de l'état physiologique qui s'opèrent dans les bourgeons au cours du cycle végétatif et plus particulièrement pendant la dormance ne sont peut-être pas sans rapport avec celles qui interviennent dans le phloème et le cambium des mérithalles. Il importe donc de rechercher l'existence de tels rapports et de les préciser le cas échéant. Tel sera le but de la quatrième partie.

QUATRIÈME PARTIE

MODIFICATIONS MORPHOLOGIQUES DU PHLOÈME ET VARIATIONS DE L'ACTIVITÉ CAMBIALE PENDANT LE CYCLE VÉGÉTATIF

L'entrée en dormance des bourgeons et la reprise de la vie active au printemps sont des stades importants où des relations d'interdépendance très étroites existent entre les bourgeons d'une part, le phloème et le cambium d'autre part. Ces relations doivent être définies et précisées avec exactitude non seulement pour ces stades mais également pour l'ensemble du cycle végétatif.

En ce qui concerne le phloème, notre intention n'est pas d'en faire une description anatomique générale, mais de nous attacher surtout à l'étude d'un point particulier, celui des dépôts de callose dans les tubes criblés. Il est écrit dans tous les traités de Physiologie Végétale, que durant le repos végétatif hivernal, les tubes criblés des espèces ligneuses pérennes et plus spécialement de la Vigne, sont caractérisés par la présence d'un dépôt épais de callose (cal) sur les aires criblées. Nous avons montré, dans la partie historique, que nos connaissances sur ce point étaient encore sommaires et demandaient à être complétées. Dans un premier chapitre, nous aborderons successivement l'étude des modifications morphologiques des dépôts de callose au cours du cycle végétatif, et l'analyse du mécanisme de la formation et de la disparition de la callose en relation avec la période de dormance.

D'autre part, notre étude, pour être complète, doit nécessairement porter sur les variations de l'activité cambiale au cours du cycle végétatif. Nous nous proposons de vérifier si, parallèlement à la dormance des bourgeons latents, il existe une dormance du cambium se traduisant par une cessation complète ou une diminution du pouvoir de prolifération *in vitro*. Ces recherches feront l'objet du deuxième chapitre.

CHAPITRE PREMIER

MODIFICATIONS MORPHOLOGIQUES DU PHLOÈME AU COURS DU CYCLE VÉGÉTATIF

Après l'exposé des méthodes expérimentales suivies, nous envisagerons successivement les modifications morphologiques des dépôts de callose dans les tubes criblés et le mécanisme physiologique de la formation et de la disparition de la callose.

I. — Méthode expérimentale.

Les dépôts de callose sont examinés sur des coupes transversales et longitudinales, radiales ou tangentielles, faites au microtome après fixation des échantillons. Le mélange fixateur utilisé est constitué de la façon suivante : éthanol à 80 % : 90 % ; acide acétique : 5 % ; formol à 40 % : 5 %. Les coupes, de 20 à 30 µ d'épaisseur, sont ensuite immergées dans l'hypochlorite de soude, puis lavées à l'eau distillée et à l'eau acétique avant d'être colorées. Nous avons utilisé deux méthodes de coloration correspondant chacune à une technique d'observation microscopique.

A. — Méthode de coloration pour l'observation en lumière ordinaire

Les coupes sont immergées pendant 30 secondes dans une solution à 1 % de bleu d'aniline. Après lavage, elles sont montées à la glycérine gélatinée ou au baume du Canada et examinées en lumière ordinaire. Le bleu d'aniline colore sélectivement la callose en bleu intense. Cette méthode simple permet d'obtenir une coloration parfaite. Elle présente en outre l'avantage d'être rapide et de rendre ainsi possible l'examen de très nombreuses coupes.

Nous avons amélioré cette technique en soumettant les coupes, préalablement colorées au bleu d'aniline, à l'action d'un autre colorant : la safranine. Après lavage, les coupes sont plongées pendant un laps de temps très court (10 secondes) dans une solution de safranine à 1 %, puis lavées à l'eau acétique et à l'eau distillée avant le montage. Après ce traitement, la cellulose est colorée en orange, le bois et le suber en rouge, la callose en violet. Cette technique permet d'améliorer les constrastes et de mettre en évidence des détails anatomiques non visibles par une simple coloration au bleu d'aniline : c'est le cas notamment des canalicules à l'intérieur des cals des tubes criblés pendant la dormance.

B. — Méthode de coloration pour l'observation de la fluorescence en lumière bleue

Arens (1949) fut le premier à remarquer que la callose colorée par une solution ammoniacale diluée de bleu d'aniline, donne en lumière ultraviolette une fluorescence jaune caractéristique. Successivement, Fidalgo (1954) et Currier (1957) ont appliqué et perfectionné la méthode d'Arens. D'après ces auteurs, cette méthode est plus sélective que la méthode d'observation ordinaire et permet de déceler des dépôts de callose très faibles, non visibles à la suite de la coloration classique au bleu d'aniline. La méthode de Currier, que nous avons adoptée, est d'une réalisation assez simple. Les coupes sont immergées dans une solution très diluée de bleu d'aniline (0,005 %), tamponnée à pH 8,2. Au bout de 10 minutes de séjour les coupes sont lavées et montées dans la solution colorante elle-même. Les milieux de montage classiques sont écartés car ils peuvent présenter une fluorescence primaire.

L'observation microscopique n'a pas été faite en lumière ultraviolette, mais en lumière bleue visible, comme le préconise Fidalgo. La lumière bleue rend en effet la fluorescence beaucoup plus nette et plus intense. Nous avons utilisé un microscope WILD M 20 équipé d'un dispositif spécial pour fluorescence en lumière bleue. Ce dispositif comprend deux filtres. Le premier filtre est placé dans le porte-filtre du condenseur et transforme la lumière blanche de la source lumineuse en lumière bleue intense. Le deuxième filtre, placé sur l'oculaire, a pour rôle d'absorber les radiations bleues en ne laissant passer que le rayonnement fluorescent de plus grande longueur d'onde.

Grâce à ce procédé de coloration et d'observation microscopique, la callose donne une fluorescence jaune d'aspect brillant qui tranche très nettement sur le fond sombre du champ. Sur une coupe de sarment, les différents tissus possèdent une fluorescence primaire caractéristique de leur nature. Les tissus lignifiés ont une couleur bleuâtre qui diffère très légèrement de la teinte verdâtre des parois cellulosiques. Les tissus liégeux apparaissent avec une fluorescence jaune clair beaucoup moins intense que celle donnée par la callose. Enfin les chloroplastes répartis dans les cellules du bois, du liber et des rayons médullaires, présentent une fluorescence rouge, caractéristique de la chlorophylle. Il convient de remarquer que toutes les fluorescences données par les substances fondamentales des tissus sont des fluorescences primaires. Seule la callose à la suite de la coloration par le bleu d'aniline en solution diluée, émet une fluorescence secondaire de forte intensité. Le bleu d'aniline joue dans ce cas le rôle de fluorochrome.

Cette technique d'observation de la fluorescence en lumière bleue s'est révélée très précieuse pour l'examen des dépôts de callose dans les tubes criblés. Nous l'avons cependant beaucoup moins utilisée que la technique d'observation ordinaire car les possibilités d'exploration qu'elle offre sont limitées. En effet, elle ne permet d'observer que la structure des dépôts de callose considérés isolément, les tissus libériens émettant une très faible fluorescence, insuffisante pour déceler les détails de leur constitution. De plus, cette technique nécessite l'emploi d'une très forte source de lumière, ce qui interdit pratiquement le recours aux très forts grossissements pour un examen détaillé de la structure des dépôts de callose.

II. — Modifications morphologiques des dépôts de callose dans les tubes criblés.

Avant d'aborder l'exposé de nos observations personnelles il est indispensable de définir un certain nombre de termes relatifs à l'anatomie des aires criblées du phloème de la Vigne.

Dans le phloème primaire, les tubes criblés comportent à chacune de leur extrémité, une seule aire criblée : ce sont des *cribles simples* du type *Cucurbita*. Dans le phloème secondaire, la structure est différente. On rencontre, à chaque extrémité, une plaque criblée constituée de plusieurs aires criblées élémentaires : ce sont des *cribles composés*. Ces aires criblées, disposées obliquement aux deux extrémités du tube, seront désignées sous le nom d'*aires criblées principales*. Sur les parois latérales des tubes criblés, sont réparties d'une manière irrégulière, des aires criblées de surface variable, moins développées que les précédentes. Nous les appellerons *aires criblées secondaires*. Elles séparent le tube criblé soit d'un autre tube, soit d'une cellule du parenchyme libérien, soit d'une cellule compagne.

Les aires criblées principales sont constituées d'une membrane cellulosique amincie et perforée d'une série de *pores* par où passent des prolongements cytoplasmiques de même nature que les *plasmodesmes* mais de plus fort diamètre. Ces pores sont ouverts et assurent ainsi une continuité entre les cytoplasmes de deux tubes voisins. Les pores des aires criblées secondaires ont un diamètre plus réduit.

Dans le cal qui oblitère les cribles pendant le repos végétatif, ESAÜ (1948) signale la présence, au moment de la réactivation du phloème, de *canalicules* (*Connecting-strands*) qui traversent la masse de callose en passant par les pores. Les canalicules ont un diamètre inférieur à celui des pores. A chaque pore correspond un canalicule (figure 73).

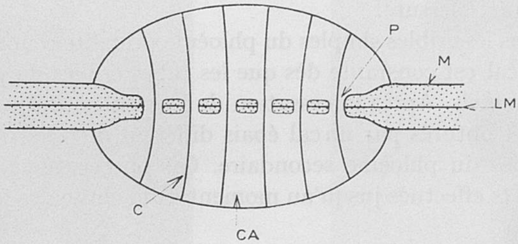


FIG. 73. — Schéma d'une coupe d'une aire criblée principale. M : membrane criblée. P : pore de l'aire criblée. C : canalicule. CA : callose recouvrant l'aire criblée. LM : lamelle mitoyenne.

Ces notions précisées et ces définitions posées, nous allons maintenant exposer les résultats de nos observations sur les modifications morphologiques des dépôts de callose dans les tubes criblés, d'abord pendant la période active, ensuite pendant la période de repos du cycle végétatif.

A. — STRUCTURE DES DÉPÔTS DE CALLOSE PENDANT LA PÉRIODE ACTIVE DU CYCLE VÉGÉTATIF

Par période active, nous entendons la période pendant laquelle la plante possède des feuilles et par suite une circulation de sève. Cette période commence donc au

débourrement (mars-avril) et se termine à la chute des feuilles (octobre-novembre). Elle englobe donc plusieurs phases du cycle végétatif des bourgeons latents : la phase de pré-dormance, la phase d'entrée en dormance, la phase de dormance et parfois la phase de levée de dormance et une partie de la phase de post-dormance.

Si l'on observe une coupe longitudinale, tangentielle ou radiale d'un sarment d'une longueur supérieure à 30 centimètres environ, prélevé pendant la période qui vient d'être définie, on remarque la présence dans le phloème de deux types de tubes criblés : les tubes criblés simples et les tubes criblés composés.

Les tubes criblés simples (avec une seule aire criblée à chaque extrémité) sont situés dans le phloème primaire voisin de l'assise subérophellodermique. Les tubes criblés composés se trouvent dans le phloème secondaire (entre le phloème primaire et le cambium).

Après coloration au bleu d'aniline, les aires criblées des tubes simples du phloème primaire apparaissent obstruées par une épaisse couche de callose analogue à un disque (fig. 74). Au contraire, les aires criblées des tubes du phloème secondaire apparaissent colorées en bleu dans toute leur épaisseur mais aucune couche de callose ne recouvre la membrane criblée ; il n'y a pas de cal (fig. 75 et 76). Il semble que la callose imprègne toute la masse de l'aire criblée d'où ressortent très nettement les pores colorés en bleu plus foncé que les parties voisines. Les mêmes observations ont été faites également sur les aires criblées secondaires. Mais, dans ce cas, la répartition des aires colorées en bleu est irrégulière et seules les plus grandes paraissent imprégnées de callose. Conventionnellement, nous désignerons ce type de dépôt par l'expression *callose de type blessure*. Le choix de cette expression a été dicté par le fait que ce type de dépôt se rencontre toujours après une blessure des tissus (coupe au rasoir ou au microtome) comme nous l'étudierons en détail dans un prochain chapitre. CURRIER (1957) désigne de même par l'expression *wound callose* les dépôts qui se forment instantanément après une blessure.

La présence dans les cribles simples du phloème primaire d'une épaisse couche de callose formant un cal est constante dès que les tubes criblés du phloème secondaire sont devenus fonctionnels. Après la cessation de leur activité il semble donc que les cribles simples soient obturés par un cal épais différent de celui observé sur les aires criblées fonctionnelles du phloème secondaire. Ces observations restent constantes pour des prélèvements effectués jusqu'au moment de la chute des feuilles en automne.

B. — STRUCTURE DES DÉPÔTS DE CALLOSE PENDANT LA PÉRIODE DE REPOS DU CYCLE VÉGÉTATIF

Par période de repos du cycle végétatif nous entendons la période comprise entre la chute des feuilles et le débourrement suivant. Elle correspond à plusieurs phases du cycle des bourgeons latents. Il n'y a d'ailleurs pas de coïncidence entre le début de cette période et celui d'une phase du cycle des bourgeons.

Sur des sarments prélevés dès la chute totale des feuilles, des coupes longitudinales ou transversales montrent un aspect des dépôts de callose totalement différent de ce qu'il était quelques jours auparavant. On remarque alors sur les aires criblées principales et secondaires des masses globuleuses de callose dénommées *cals*. Nous allons étudier la morphologie détaillée de ces dépôts, successivement sur les aires criblées principales et sur les aires criblées secondaires.

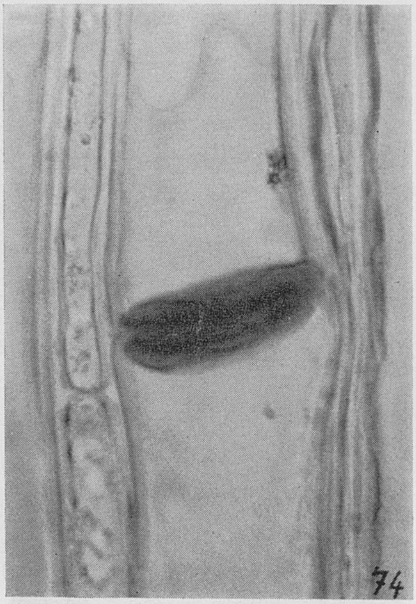


FIG. 74. — Aire criblée d'un tube simple du phloème primaire (coupe longitudinale). La couche épaisse de callose donne à l'aire criblée la forme d'un disque. G : × 750.

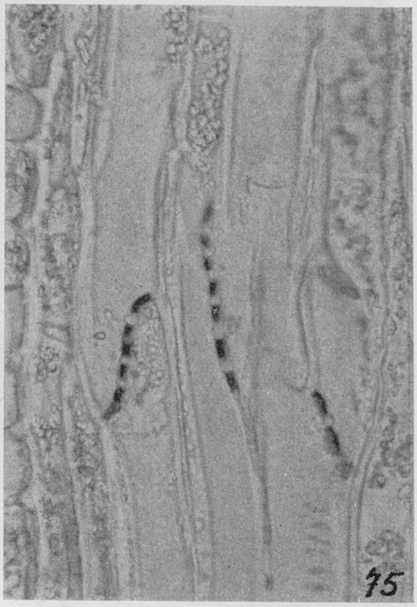


FIG. 75. — Callose de type blessure sur une coupe longitudinale. Les aires criblées du phloème secondaire sont colorées dans leur épaisseur mais aucun cal ne recouvre la membrane criblée. G : × 300.

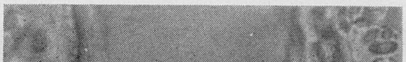


FIG. 76. — Callose de type blessure sur une coupe longitudinale. Les aires criblées apparaissent nettement imprégnées de callose et striées par les pores colorés en bleu plus foncé. G : × 750.



FIG. 77. — Callose de type dormance sur une coupe longitudinale. Les cals volumineux apparaissent striés après une coloration complémentaire par la safranine. On distingue des couches superposées d'intensité de coloration différente et, perpendiculairement à ces couches, des traînées noires qui sont les canalicules. G : × 750.



FIG. 78. — Callose de type dormance sur une coupe longitudinale. Le cal est décollé par endroits de la membrane criblée. Les canalicules apparaissent jalonnés de ponctuations noires. G : × 750.



FIG. 79. — Callose de type dormance sur une coupe longitudinale. Crible simple recouvert d'un cal épais traversé par des canalicules ponctués. G : × 750.

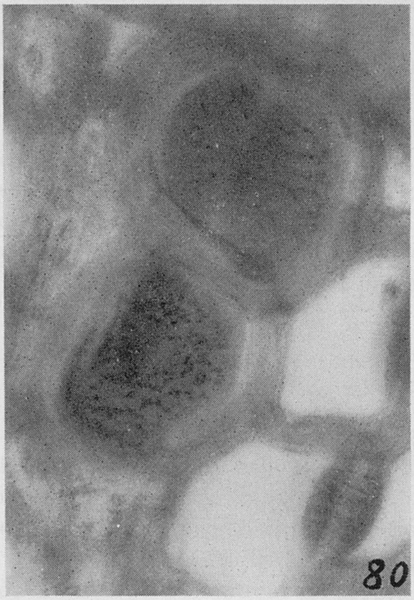


FIG. 80. — Callose de type dormance sur une coupe transversale. *Au centre*, coupes d'aires criblées vues de face. Les ponctuations noires sont les sections des canalicules. G. : × 750.

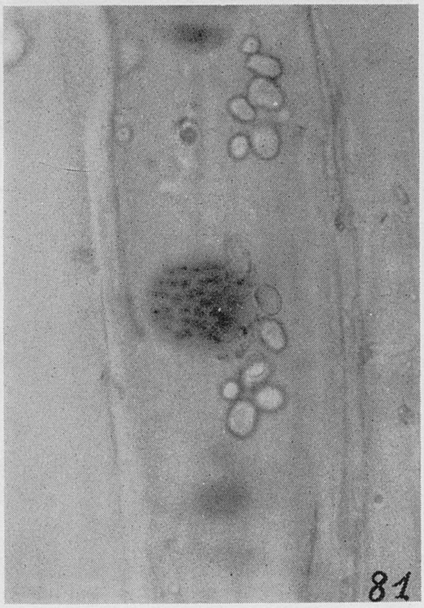


FIG. 81. — Callose de type dormance sur une coupe longitudinale. Aire criblée vue de face. On remarque des points noirs au centre d'auréoles plus foncées que le reste de l'aire : ce sont les sections des canalicules, visibles après une coloration à la safranine. G : × 750.

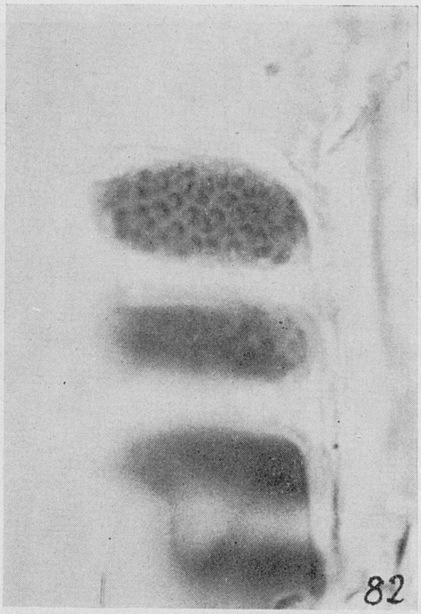


FIG. 82. — Callose de type dormance sur une coupe longitudinale. Aire criblée vue de face, après une simple coloration au bleu d'aniline. Il est impossible de distinguer les sections des canalicules au centre des auréoles plus foncées. On remarque toutefois la structure en réseau de l'aire criblée recouverte de callose. G : × 750.

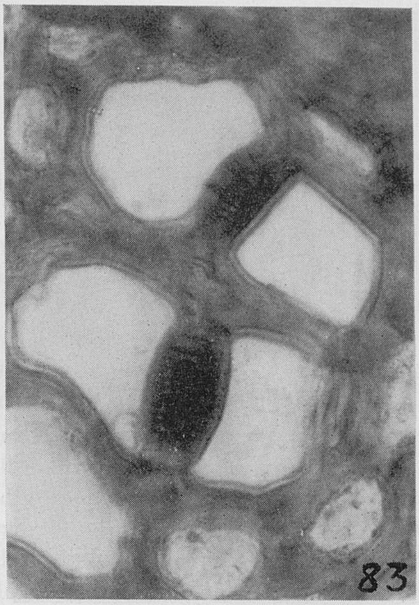


FIG. 83. — Callose de type dormance sur une coupe transversale. Coupe d'aires criblées pendant la période de réactivation du phloème. Les canalicules apparaissent sous la forme de conduits noirs continus qui traversent entièrement le cal. G : × 750.

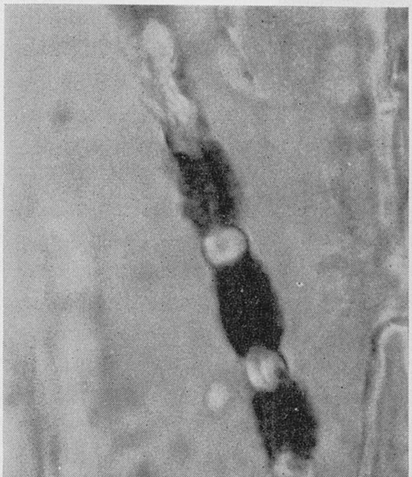


FIG. 84. — Formation des dépôts de callose de type dormance sur les aires criblées principales (coupe longitudinale). On distingue la surface ondulée des cals en formation qui laisse supposer l'existence de cylindres. G : × 750.

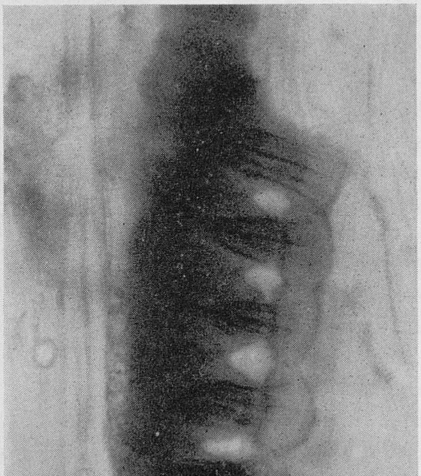


FIG. 85. — Formation des dépôts de callose de type dormance sur les aires criblées principales (coupe longitudinale). On remarque sur chaque aire criblée l'existence d'un faisceau de canalicules qui convergent en un canal unique disparaissant dans une masse informe de callose. G : × 750.

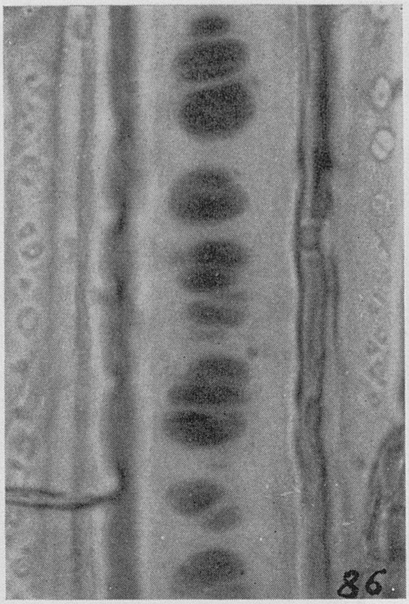


Fig. 86. — Callose de type dormance sur des aires criblées secondaires vues de face (coupe longitudinale). On remarque la forme irrégulière des aires secondaires et la présence, sous forme de points noirs, des sections des canalicules. G : × 750.

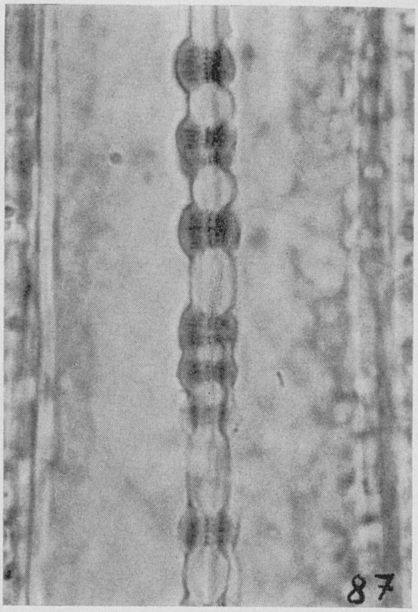


Fig. 87. — Callose de type dormance sur des aires criblées secondaires vues en coupe (coupe longitudinale). Ces aires criblées sont situées entre deux tubes criblés. On distingue les canalicules qui aboutissent à un point noir (nodule médian) situé au niveau de la lamelle mitoyenne. G : × 750.



Fig. 88. — Dépôt de callose sur la paroi latérale d'un tube criblé voisin d'une cellule du parenchyme libérien (coupe longitudinale). On distingue des amas de callose séparés par une couche plus mince. G : × 750.

a) *Aires criblées principales*

Les cals qui recouvrent les aires criblées principales constituent des bourrelets globuleux, aux contours arrondis, qui sont soudés entre eux par une couche de callose moins épaisse (fig. 77). Ces masses apparaissent en bleu foncé après coloration au bleu d'aniline et en violet après coloration complémentaire à la safranine. La totalité de l'épaisseur de la membrane cellulosique des aires criblées est imprégnée de callose. Ces cals, en apparence compacts et homogènes lorsqu'ils sont colorés uniquement au bleu d'aniline, apparaissent différemment lorsque les coupes sont soumises à une coloration complémentaire à la safranine. Des détails supplémentaires de structure sont alors perceptibles. Nous allons les décrire maintenant.

1) Lorsqu'on fait une coupe transversale ou longitudinale, il arrive que la masse de callose recouvrant l'aire criblée se décolle de la membrane et se plisse ou se soulève, formant alors un opercule caractéristique, assez fréquemment observé (fig. 78). Ce phénomène indique que le cal n'est pas solidement fixé à la membrane criblée dont il peut se détacher sans difficulté au moment de la coupe au microtome. Il convient de remarquer que, même après le soulèvement du cal, la membrane criblée reste entièrement colorée en bleu ou en violet.

2) Dans certains cas, le cal peut présenter après coloration à la safranine un aspect strié très caractéristique (fig. 77). Cet aspect est dû à la présence de couches concentriques d'intensité de coloration différente. Ces stries paraissent correspondre à des niveaux de sédimentation successifs. Un tel phénomène ne s'observe pas sur tous les cribles avec la même netteté. Il est difficile, pour l'instant, de donner une explication satisfaisante à cette structure qui, rappelons-le, n'apparaît que très rarement et d'une façon imprécise après une simple coloration au bleu d'aniline. Esaü (1948), utilisant la technique de coloration au bleu de résorcine, a décrit une structure striée analogue mais beaucoup moins nette.

3) Grâce à la coloration complémentaire obtenue par la safranine, il nous a été possible d'observer, dès la formation des cals après la chute des feuilles, jusqu'à la reprise de la végétation au printemps suivant, la présence de canalicules dans les masses de callose recouvrant les aires criblées. Ces canalicules apparaissent, aussi bien sur des coupes longitudinales que sur des coupes transversales, comme des traînées jalonnées de ponctuations colorées en noir ou en violet plus foncé que le reste de la masse de callose (fig. 77, 78, 79, 80). Ces ponctuations correspondent à des granulations résultant vraisemblablement d'une précipitation provoquée par la safranine dans le conduit interne des canalicules. Parfois, les extrémités de ces canalicules se présentent sous la forme d'un point foncé plus gros que les granulations internes. Sur une aire criblée vue de face, les sections des canalicules apparaissent sous la forme de ponctuations noires entourées d'une auréole violette de callose (fig. 81), alors qu'une simple coloration au bleu d'aniline ne permet pas de mettre en évidence les canalicules dans les pores de la membrane criblée (fig. 82).

Environ deux semaines avant le débourrement, les canalicules ne présentent plus un aspect granuleux mais prennent l'apparence d'un conduit ténu, uniformément coloré en violet foncé, traversant de part en part la masse de callose de l'aire criblée (fig. 83). A partir de ce moment-là le diamètre des canalicules augmente progressivement jusqu'à atteindre celui des pores de la membrane criblée. Cet accroissement du volume des canalicules s'accompagne évidemment d'une diminution de la masse de

callose. Dès lors, le diamètre des canalicules est suffisamment grand pour qu'ils soient visibles après une simple coloration au bleu d'aniline.

La présence permanente des canalicules dans les dépôts de callose depuis la chute des feuilles jusqu'au débourrement n'avait jamais été signalée jusqu'à maintenant. On supposait que la masse de callose était compacte. Esaü, qui a décrit les canalicules présents pendant la réactivation du phloème,c'est-à-dire pendant une période d'environ deux semaines avant le débourrement, n'a pas observé leur présence avant cette époque. Elle suppose que pendant le repos végétatif ils ont peut-être une faible aptitude à la coloration et s'interroge sur leur existence effective, d'autant plus que d'autres auteurs n'ont pas réussi à les mettre en évidence. Hepton et Preston (1960), examinant au microscope électronique des tubes criblés de *Vitis vinifera* pendant la réactivation du phloème, ont remarqué la présence des canalicules, mais ils n'ont pas fait d'observations pendant le repos végétatif.

4) Pendant la durée très courte (2 à 3 jours) où s'effectue la synthèse des cals sur les aires criblées c'est-à-dire au moment de la chute des feuilles, nous avons pu faire quelques observations sur la morphologie des tubes criblés et la structure des cals en formation. Nous avons noté en particulier sur certaines aires criblées, la présence d'une série de cylindres de callose émergeant de la membrane et paraissant séparés les uns des autres (fig. 84). Cette structure cylindrique est fugace car, dès la formation définitive du cal, elle n'est plus visible. Nous l'avons observée seulement sur quelques tubes criblés et il nous est impossible d'affirmer qu'il s'agit là d'un phénomène constant et obligatoire. Nulle part nous n'avons rencontré de travaux rapportant l'existence d'une telle structure.

D'autre part, sur des coupes faites au même moment, il nous a été possible d'observer une autre structure curieuse. Certains cals sont traversés par un faisceau de canalicules qui convergent en un canal unique d'un seul côté de l'aire criblée (fig. 85). Cette zone où convergent les canalicules est occupée par une masse de callose encore informe, alors que de l'autre côté de l'aire criblée, le cal qui recouvre la membrane a une forme normale et régulière. Cette organisation paraît, elle aussi, très fugace. Nous ne l'avons observée que sur quelques tubes criblés et uniquement pendant la période de formation des dépôts de callose. Nous sommes encore dans l'impossibilité d'apporter une explication à ce phénomène. Des recherches plus approfondies permettraient peut-être de le faire. Nous ne les avons pas entreprises. Quoi qu'il en soit, aucune communication n'a, à notre connaissance, fait état d'une telle structure des dépôts de callose.

b) *Aires criblées secondaires*

Les aires criblées secondaires visibles surtout sur des coupes longitudinales ont une surface plus réduite que les aires principales. Elles se présentent toujours sous des formes et des dimensions très irrégulières (fig. 86 et 87). Les aires secondaires portent des cals identiques à ceux des aires principales mais moins volumineux. Lorsque les aires séparent un tube criblé d'une cellule du parenchyme libérien ou d'une cellule compagne, la callose ne se dépose que du côté du tube et non du côté de la cellule voisine (fig. 88). Mais dans le cas de deux tubes criblés contigus, la callose se forme des deux côtés de la membrane (fig. 87). Sur ces cals on distingue très nettement, après coloration à la safranine, des canalicules analogues à ceux des aires principales. Toutefois la disposition de ces canalicules présente ici une particularité. Au centre de la

membrane de l'aire criblée on note la présence de gros points colorés en noir ou en violet très foncé et vers lesquels convergent deux ou trois canalicules à travers la masse de callose (fig. 87). Ces points sont situés au niveau des pores des cribles, c'est-à-dire au niveau de la lamelle mitoyenne. La figure 89 représente un schéma de cette organisation particulière. Cette structure apparaît très fréquemment sur les coupes colorées par la safranine mais elle est totalement absente sur celles colorées uniquement par le bleu d'aniline. On ne peut l'observer en outre que sur des aires criblées secondaires, les aires principales ne la présentant jamais.

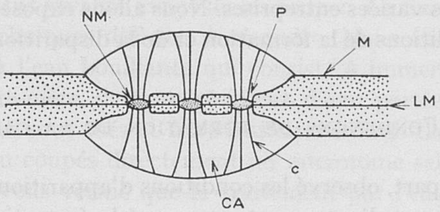


FIG. 89. — Schéma d'une coupe d'une aire criblée secondaire séparant deux tubes criblés voisins. M : membrane criblée. P : pore de l'aire criblée. C : canalicule. CA : callose recouvrant l'aire criblée. NM : nodule médian. LM : lamelle mitoyenne.

Cette observation, faite en 1959 et 1960, est restée sans explication jusqu'au moment où HEPTON et PRESTON ont publié, en 1960, leurs travaux sur l'observation au microscope électronique des cribles de *Vitis vinifera* et d'autres espèces. Ces auteurs ont montré en effet que les aires criblées secondaires de *Vitis vinifera* présentaient souvent une structure primitive analogue à celle des Gymnospermes et en particulier de *Pinus sylvestris*. Ils ont observé sur des coupes longitudinales de petites cavités renfermant deux ou plusieurs cylindres de callose ayant chacun un canalicule central figuré par un point.

Cette structure s'explique par la coalescence au centre du pore du crible de plusieurs canalicules constituant un nodule médian. Une telle organisation ne se rencontre que dans les cribles de Gymnospermes et les aires criblées peu développées des Angiospermes (cas des aires criblées secondaires de *Vitis vinifera*). Nos observations sur les dépôts de callose des aires secondaires sont en accord parfait avec la description donnée par HEPTON et PRESTON. Remarquons même qu'elles constituent une confirmation de ce que leurs observations au microscope électronique leur avaient simplement permis de supposer. La preuve indubitable de la structure en nodule médian des aires criblées secondaires se trouve donc établie à la suite d'une observation faite au microscope ordinaire.

C. — CONCLUSION

La structure particulière des dépôts de callose sur les aires criblées principales et secondaires pendant la période de repos végétatif est donc très différente de celle qui est rencontrée pendant la période active du cycle végétatif et que nous avons désignée par l'expression *callose de type blessure*. Par opposition, nous appellerons *callose de type dormance*, les dépôts en forme de cals épais qui recouvrent les aires criblées pendant la période de repos hivernal. Dans la suite de cette étude, nous emploierons constamment ces deux expressions pour désigner les deux types différents de structure.

III. — Mécanisme physiologique de la formation et de la disparition de la callose dans les tubes criblés.

Dans le paragraphe précédent nous nous sommes attaché à décrire la morphologie des dépôts de callose dans les tubes criblés à différents stades du cycle végétatif. Mais cette étude descriptive doit être complétée par une étude dynamique de la formation et de la disparition de la callose. Dans ce but de nombreuses observations ont été faites et des expériences variées entreprises. Nous allons exposer successivement celles qui concernent les conditions de la formation et de la disparition des dépôts de callose.

A. — Conditions de formation de la callose

Nous avons d'une part, observé les conditions d'apparition naturelle de la callose sur des organes en place et d'autre part, provoqué la formation de callose à la suite de traitements variés dans les tissus en place ou isolés. Nous examinerons la formation de la callose, d'abord en conditions naturelles, puis en conditions provoquées, avant de dégager des conclusions générales sur le mécanisme de cette formation.

a) *En conditions naturelles*

Il a été précisé plus haut que si l'on effectue des coupes dans des sarments pendant la période de végétation active, on remarque toujours la présence sur les aires criblées [de dépôts de callose de type blessure. Des prélèvements fréquents nous ont permis de faire une telle constatation. Il faut attendre la chute complète des feuilles en automne pour voir apparaître, en l'espace de 2 ou 3 jours, des dépôts de callose de type dormance sur les aires criblées des tubes du phloème. La formation des cals est donc subordonnée à la chute préalable des feuilles de la plante, c'est-à-dire à l'arrêt complet de la circulation de la sève. La présence des dépôts de callose de type dormance ne se rencontre donc, dans les conditions naturelles, que sur des organes situés sur des plantes en repos complet. C'est pour cette raison que nous avons adopté l'expression callose de type dormance.

Ainsi, nous pouvons avancer pour l'instant que des dépôts de callose de type blessure sont toujours présents dans les tubes criblés des sarments avec feuilles et qu'ils sont remplacés par des dépôts du type dormance sur des sarments sans feuilles.

Ces observations portent sur des sarments, mais d'autres ont été faites sur des racines de plantes en place. Dans le cas des racines nous avons toujours rencontré des dépôts de callose de type blessure, même après la chute des feuilles. Jamais nous n'avons remarqué de dépôts de type dormance, si ce n'est, comme dans les tiges d'ailleurs, sur les aires criblées simples du phloème primaire non fonctionnel. Pendant le repos végétatif hivernal les aires criblées des racines ne sont pas recouvertes de cals épais comme celles des sarments, mais sont simplement imprégnées de callose de type blessure.

Ce résultat confirme et complète les observations d'Esaü (1958) qui signale l'absence dans les racines de dépôts de callose analogues à ceux des sarments.

b) *En conditions provoquées*

La présence permanente de callose de type blessure sur les aires criblées des sarments pendant la période active du cycle végétatif nous a conduit à penser qu'elle résultait peut-être de la blessure provoquée par la section du fragment de mérithalle sur le sarment. Nous avons signalé plus haut les travaux de CURRIER (1957) qui a observé que la callose apparaît très rapidement dans les quelques secondes qui suivent la coupe des tissus. Pous supprimer ce facteur blessure, nous avons pensé qu'il fallait tuer par fixation les tissus vivants avant de les couper. La fixation de tissus en place pose des problèmes techniques difficiles à résoudre. Nous avons adopté le procédé simple de la fixation à l'eau bouillante qui consiste à immerger un sarment intact encore fixé sur la plante-mère, dans un récipient d'eau portée à ébullition pendant deux minutes. Les tissus sont tués et fixés instantanément. Ils sont ensuite mis dans un mélange fixateur ou coupés directement au microtome selon la méthode décrite précédemment. Nous avons vérifié que le traitement par l'eau bouillante ne détruit pas la callose existante.

Grâce à cette technique de fixation préalable des tissus, on ne remarque aucune trace de callose dans les aires criblées du phloème secondaire sur lesquelles, apparaissent en l'absence de ce traitement, des dépôts de type blessure. Il convient toutefois de remarquer qu'aux forts grossissements microscopiques, il apparaît une très légère coloration bleue dans la membrane criblée des aires principales. De même l'examen au microscope à fluorescence en lumière bleue montre une très faible fluorescence jaune des aires criblées. Il semble donc, en première approximation, que la callose est seulement présente à l'état de traces qui ne la rendent pas perceptible à l'œil avec des grossissements ordinaires. Remarquons que les aires criblées simples du phloème primaire présentent, comme avant toute fixation préalable, des cals épais fortement colorés en bleu.

Nous avons également appliqué cette technique aux racines des plantes cultivées en pot. Dès l'arrachage, exécuté avec précaution pour ne pas léser les racines, la totalité du système radiculaire est immergée dans un récipient d'eau portée à 100° C pendant deux minutes. L'observation des coupes a permis de remarquer, comme dans le cas des sarments, l'absence totale de dépôts de callose. Il est important de noter que cette absence de callose est constatée non seulement pendant la période de végétation active mais également pendant la période de repos hivernal.

Toutes ces expériences et observations font ressortir dès maintenant un certain nombre de conclusions :

1) La mort des tissus en place, par immersion dans l'eau à 100° C, fixe la matière vivante brutalement et permet par suite de constater l'absence presque totale de callose dans les aires criblées du phloème en fonctionnement.

2) La blessure occasionnée par la coupe détermine la formation très rapide de dépôts de callose de type blessure sur les aires criblées des tubes fonctionnels.

3) Les tiges de la Vigne ne présentent pas de dépôts de callose pendant la présence des feuilles sur la plante. Ces dépôts sont toujours absents des racines d'une plante en place, quelle que soit l'époque de l'année.

Ces observations préliminaires et les conclusions qui en découlent nous ont incité à poursuivre nos recherches sur le mécanisme physiologique de la formation de la

callose. Dans ce but, nous avons donc entrepris une série d'expériences destinées à déterminer l'influence de certains facteurs sur la formation de la callose dans un sarment isolé. Pour la commodité de l'exposé, nous étudierons d'abord la formation de la callose de type blessure puis la formation de la callose de type dormance dans un sarment isolé.

1) *Formation de la callose de type blessure dans un sarment isolé.*

Nous avons déjà signalé que le fait de sectionner un sarment avec ses feuilles détermine l'apparition pratiquement instantanée de callose dans les aires criblées de la région voisine de la blessure. Mais si, au bout d'une heure par exemple, on fixe dans l'eau à 100° C la totalité du sarment, on observe la présence de callose dans tous les tubes criblés sur toute la longueur du sarment. Cette expérience nous a conduit à penser que la callose apparaît à une certaine vitesse le long du sarment. Pour déterminer cette vitesse, nous avons prélevé au même moment une série de sarments munis de leurs feuilles. Au bout d'un temps variable, de 10 à 150 minutes, nous avons fixé un sarment entier dans l'eau à 100° C. Des coupes ont été faites ensuite, à différents niveaux dans chaque sarment, pour déceler la présence ou l'absence de callose de type blessure. Le tableau 85 donne les résultats pour une série de sarments ainsi traités.

TABLEAU 85

Vitesse d'apparition de la callose dans des sarments isolés

Numéro du sarment	Nombres de minutes entre la coupe du sarment et la fixation à 100° C	Distance (en cm) entre la coupe et la base du sarment	Importance de la callose
1	10	1	++
		4	+
		10	+
		50	—
		75	—
2	30	10	++
		20	+
		50	—
		100	—
3	60	10	++
		20	++
		50	++
		100	++
4	150	25	++
		50	++
		75	++
		100	++

++, callose de type blessure dans tous les tubes criblés
+, callose de type blessure dans une partie des tubes criblés
—, pas de callose

L'examen de ce tableau suffit à démontrer qu'il est logique de parler de vitesse d'apparition de la callose à partir d'une blessure, puisque cette apparition à un certain niveau du sarment nécessite un délai d'autant plus long pour se manifester que

ce niveau est plus éloigné de la base, c'est-à-dire de la blessure. Nous voyons aisément, sur ce tableau, que cette vitesse d'apparition de la callose varie avec les sarments considérés de 50 à 100 cm à l'heure. Remarquons à ce propos qu'elle est sensiblement du même ordre de grandeur que celle de la sève dans les tubes criblés du phloème.

Une autre observation a pu être faite. A partir de la surface de section, la callose apparaît sous l'aspect d'une coloration bleu clair qui devient progressivement bleu foncé au bout de quelques minutes. Tout se passe comme si la callose était synthétisée graduellement jusqu'à un certain degré qui n'est jamais dépassé. Ce degré correspond à ce que nous avons convenu d'appeler callose de type blessure.

Si maintenant le sarment isolé est immédiatement effeuillé, dès la récolte sur la plante, les résultats observés ne sont pas comparables aux précédents. Des coupes exécutées sur plusieurs sarments fixés à 100° C au bout d'un temps variable montrent que la callose apparaît rapidement, en l'espace de quelques minutes, sur toute la longueur du sarment. La suppression des feuilles s'accompagne donc d'une formation rapide de callose qui semble en relation avec la blessure provoquée par cette suppression. La défoliation peut donc être considérée comme ayant le même effet sur la formation de callose qu'une blessure séparant le sarment de la plante-mère.

Les expériences que nous venons de rapporter ont permis de mettre en évidence les points suivants :

1) Dans les aires criblées d'un sarment isolé avec ses feuilles, la callose de type blessure se forme progressivement à partir de la base incisée.

2) La vitesse de formation de la callose est du même ordre de grandeur que celle de la circulation de la sève dans les tubes criblés.

3) La défoliation a pour effet de déterminer l'apparition rapide de la callose dans tous les tubes criblés d'un sarment. Elle joue de ce fait le même rôle qu'une blessure.

2) *Formation de la callose de type dormance dans un sarment isolé.*

Si l'on maintient à l'abri de la dessiccation, dans une enveloppe en matière plastique par exemple, un sarment isolé, défolié ou non, on constate que les dépôts de callose des aires criblées restent du type blessure pendant de très nombreux jours. Il n'y a donc aucune modification de la structure de ces dépôts avec le temps. Une telle observation n'est valable que pour des sarments prélevés jusqu'à une époque qui correspond au début de l'aoûtement, c'est-à-dire au changement de la coloration des sarments, qui virent du vert au jaune puis au brun. Cette époque est également, comme nous l'avons montré, marquée par l'entrée en dormance des bourgeons latents et par l'arrêt complet de la croissance. A partir de ce moment-là, tout sarment isolé est le siège, comme auparavant, de la formation des dépôts de callose de type blessure, mais au bout de 2 à 3 jours, des dépôts de callose de type dormance apparaissent sur toutes les aires criblées. Ce fait remarquable est de la plus haute importance au point de vue physiologique. En effet, avant le début de l'aoûtement des bois et de l'entrée en dormance des bourgeons, les sarments récoltés sur les plantes en place ne sont pas aptes à synthétiser des cals de type dormance sur les aires criblées du phloème. Ils acquièrent cette aptitude en même temps que commencent à s'effectuer les modifications physiologiques liées à l'aoûtement et à l'entrée en dormance. La concomitance de tous ces phénomènes est donc une preuve de leur interdépendance étroite.

La formation des dépôts de callose de type blessure et de type dormance dans un sarment isolé est un processus métabolique lié probablement à des réactions enzymatiques, comme tend à le prouver le traitement par l'eau à 100° C qui détruit tous les systèmes enzymatiques cellulaires. Nous avons recherché une autre preuve en essayant de déterminer l'action de la température sur la rapidité de la formation des dépôts de callose. Pour cela nous avons réalisé une expérience simple qui consiste à immerger de suite après leur récolte des mérithalles de quelques centimètres de long, dans des récipients d'eau placés respectivement à des températures de 0, 20, 30, 40, 50° C pendant des durées de 1/2, 2, 4, 16, 24, 48 heures. A la fin du traitement les échantillons sont fixés dans l'eau à 100° C avant d'être coupés et observés. L'importance des dépôts de callose formés est déterminée pour chaque température et chaque durée. Les résultats figurent sur le tableau 86.

TABLEAU 86

Formation des dépôts de callose dans des sarments isolés en fonction de la température

Durée du séjour (en heures)	Température				
	0°C	20°C	30°C	40°C	50°C
1/2	+	+	+	+	+
2	+	+	++	+	+
4	+	++	+++	+	+
16	++	++	+++	++	++
24	+++	+++	+++	++	++
48	+++	+++	+++	+++	+++

+++, callose de type dormance
++, callose de type blessure avec quelques cals de type dormance
+, callose de type blessure

Ce tableau permet de mettre en évidence les points suivants :

1) La callose se forme beaucoup plus lentement à 0° C qu'à 20° C ou 30° C.

2) Les températures de 40° C et 50° C ralentissent cette formation.

3) La température optima pour la synthèse de la callose paraît se situer autour de 30° C. A 30° C, 4 heures suffisent pour la formation des dépôts.

Il ressort finalement de ces constatations que la formation de la callose est sous la dépendance de la température et que les variations de la vitesse de cette formation sont analogues à celles des réactions enzymatiques habituelles. On peut donc admettre que tout se passe comme si la synthèse de la callose était liée à des réactions enzymatiques.

Remarques

1) La température de 0° C bien qu'inhibitrice de la croissance, n'empêche nullement la synthèse de la callose et la ralentit tout au plus très légèrement. Ce fait peut s'expliquer à la lumière de ce que l'on sait sur l'activité très nette de certaines diastases hydrolysantes du métabolisme des glucides à des températures basses voisines de 0° C.

2) Il est remarquable de noter que les canalicules ont été observés dans tous les cals ainsi formés *in vitro*. Ils sont donc présents dès la formation de la callose de type dormance.

3) Des résultats analogues ont été obtenus dans le cas de racines âgées d'au moins un an. Les dépôts de callose de type dormance se forment dans les mêmes conditions que pour les sarments. Notons également que toute racine, prélevée sur une plante arrachée depuis plus de 2 ou 3 jours, présente des dépôts de callose de type dormance. Le seul fait d'arracher la plante, c'est-à-dire de la priver d'alimentation en eau, conduit à l'apparition de cals dans les racines.

c) *Conclusion générale sur le mécanisme de formation de la callose*

Nous venons de définir les conditions dans lesquelles se forment les dépôts de callose de type blessure ou de type dormance dans les tubes criblés. Nous avons successivement examiné la formation de la callose en conditions naturelles et en conditions provoquées. Il est opportun de récapituler toutes les observations enregistrées et toutes les conclusions auxquelles nous avons abouti, avant d'essayer d'apporter une interprétation à tous ces faits. Nous résumerons ainsi l'ensemble de ces résultats :

1) Les aires criblées simples du phloème primaire sont recouvertes de callose de type dormance lorsqu'elles ont cessé d'être fonctionnelles, c'est-à-dire quand la circulation de la sève élaborée est assurée par le phloème secondaire.

2) La fixation des sarments en place, par immersion dans l'eau à 100° C pendant 2 minutes, supprime la possibilité de synthèse de la callose dans les aires criblées.

3) Les aires criblées du phloème secondaire sont dépourvues de callose lorsqu'elles sont en activité.

4) Tout traumatisme qui lèse le phloème détermine la formation rapide de callose de type blessure à partir de la surface de la lésion.

5) Sur un sarment coupé avec ses feuilles, la callose apparaît à partir de la section à une vitesse du même ordre de grandeur que celle de la circulation de la sève dans le phloème.

6) La défoliation d'un sarment isolé entraîne une formation rapide de callose dans toutes les aires criblées.

7) La callose de type dormance est synthétisée très rapidement dans des sarments isolés, récoltés après le début de l'aoûtement. Avant ce stade, aucun dépôt de callose de type dormance n'apparaît.

8) La synthèse de la callose est liée à des réactions enzymatiques puisque sa vitesse varie avec la température.

9) Sur des plantes en place la callose de type dormance n'apparaît qu'après la chute des feuilles et l'arrêt consécutif de circulation de la sève.

10) Dans des racines prélevées sur des plantes en place après fixation dans l'eau à 100° C il n'y a de callose à aucun moment du cycle végétatif. La callose de type dormance ne se forme qu'à la suite d'un arrachage de la plante qui la prive de toute alimentation en eau.

Comment relier entre eux tous ces faits de manière à donner une explication cohérente et logique de l'ensemble ? Aucun auteur n'a cherché à étudier systématiquement les conditions de formation de la callose. Nombreux toutefois sont ceux qui ont émis des hypothèses sur les fonctions et le rôle de la callose, sans apporter de preuves solides à leurs affirmations. Parmi eux, Currier (1957) a défini comme fonction possible de la callose, l'obstruction des aires criblées qui s'oppose à une perte de sève ou d'eau des tubes criblés vers les cellules voisines.

Zimmermann (1960) signale le maintien prolongé de l'état de turgescence des tubes criblés après la défoliation par suite de la semi-perméabilité de leur cytoplasme. Le rôle de la callose n'est pas envisagé par l'auteur dans ce phénomène. Malgré tout, il est admis à la suite des travaux de Lecomte (1888) que la callose existe en abondance (« cas définitif ») dans tous les tubes criblés qui ont cessé leur activité, ce qui prouve que sa présence est incompatible avec la circulation de la sève dans les tubes criblés.

Nous avons démontré au cours de nos expériences que la callose n'existe pas dans les aires criblées pendant la végétation active, c'est-à-dire quand les feuilles sont présentes, mais qu'elle apparaît en grande quantité dès que la chute totale des feuilles interrompt la circulation de la sève. Ces observations donnent à penser que la synthèse de la callose est la conséquence et non la cause de l'arrêt de la sève dans les tubes criblés.

De nombreux arguments tirés des résultats précédents militent en faveur de cette hypothèse. D'abord, l'apparition de la callose de type dormance suit la chute des feuilles et l'arrêt de la sève au lieu de la précéder. De plus, la callose de type blessure n'apparaît dans les aires criblées qu'à la suite d'une blessure dont l'effet mécanique est d'interrompre la circulation de la sève dans les tubes criblés. La défoliation qui provoque un arrêt complet de la circulation est un facteur d'accélération de la synthèse de la callose.

Un autre argument est fourni par le fait que la callose est rapidement synthétisée dans les mérithalles séparés de la plante-mère en activité. Dans ce cas, en effet, l'arrêt de la circulation de la sève est total.

Toutes ces preuves permettent donc de penser que l'arrêt accidentel ou spontané de la circulation de la sève dans les tubes criblés à la suite d'une blessure ou d'une défoliation provoquée ou naturelle est suivi par l'apparition de la callose dans les tubes criblés du phloème.

Le phénomène physiologique de la synthèse de la callose est donc la conséquence directe et non la cause de l'interruption du courant de sève dans le phloème.

A la lumière de ces faits nous pouvons maintenant essayer d'expliquer le phénomène de l'apparition progressive de la callose à partir de la section de coupe dans un sarment isolé avec ses feuilles. Dans ce cas en effet la callose apparaît, comme nous l'avons montré, à une vitesse du même ordre de grandeur que celle de la circulation de la sève dans le phloème. Cette apparition paraît donc étroitement liée à l'arrêt du courant de sève qui se fait progressivement, de proche en proche, à la suite de l'arrêt brutal occasionné par la section.

Ainsi l'interruption de la circulation de sève dans un tube criblé déclencherait une synthèse rapide de callose dans les aires criblées, constituant de cette façon un obstacle qui s'opposerait comme un frein à toute variation brutale de la pression hydrostatique du tube.

On pourrait ainsi expliquer en partie le maintien prolongé de la turgescence des tubes criblés après défoliation, noté par ZIMMERMANN (1960), de même que la difficulté rencontrée par CURRIER, ESAÜ et CHEADLE (1955) pour plasmolyser les tubes criblés de *Vitis vinifera*.

En somme, la synthèse de la callose apparaît comme une réaction d'auto-défense des tubes criblés qui tend à faire obstacle aux variations de pression hydrostatique consécutives à l'arrêt de la circulation de la sève. Cette hypothèse est en accord avec l'observation de CURRIER selon laquelle les pores des membranes des cellules du parenchyme libérien se recouvrent de callose (*pit-callose*) dans les quelques secondes qui suivent une blessure. Le rôle de constriction des plasmodermes joué par la callose est envisagé par CURRIER. Il serait analogue à celui que nous supposons dans le cas des tubes criblés.

Quoi qu'il en soit cette hypothèse semble difficile à vérifier en l'état actuel de nos connaissances sur la circulation de la sève dans le phloème. Si l'on admet maintenant le mouvement bidirectionnel (BIDDULPH et CORY, 1960), dans les tubes criblés voisins, la théorie de MUNCH dite « *mass-flow* » conserve encore de nombreux défenseurs.

De nombreuses recherches sont encore nécessaires dans ce domaine pour approfondir et éclaircir ces phénomènes fondamentaux de la physiologie de la plante.

B. — CONDITIONS DE DISPARITION DE LA CALLOSE

Il est bien connu que les dépôts de callose recouvrant les aires des tubes criblés du phloème pendant le repos végétatif disparaissent rapidement dès le débourrement et la reprise de la circulation de la sève. Seuls les tubes du phloème âgé de plus d'un an, dans les tiges de la Vigne, restent recouverts d'un cal définitif dont la présence, d'après LECOMTE (1888), est la preuve de la cessation de toute activité. La disparition de la callose chez *Vitis vinifera* a été étudiée par ESAÜ (1948) sous un aspect essentiellement anatomique. Pour cet auteur, la réactivation du phloème qui débute environ deux semaines avant le débourrement, consiste avant tout en une disparition progressive des dépôts de callose dans les tubes criblés. Notre intention n'est pas de reprendre les travaux remarquables d'ESAÜ sur cette question, mais d'aborder certains aspects qui restent encore inexplorés. Nous nous sommes attaché particulièrement à définir d'abord les conditions qui déterminent la disparition de la callose, et ensuite les relations entre l'état physiologique des bourgeons et la disparition de la callose.

a) *Conditions qui déterminent la disparition de la callose*

Pour que la callose commence à disparaître dans les tubes criblés d'un sarment il est évidemment nécessaire que certaines conditions soient préalablement réalisées. Si l'on maintient un sarment sans feuilles dans une enveloppe en matière plastique qui empêche toute dessiccation, jamais la callose ne disparaît ; le phloème ne subit aucune réactivation. Si au contraire, on immerge la base de ce sarment dans l'eau, au bout de quelques jours, on peut constater un début de disparition de la callose. Cette expérience simple renouvelée avec des plantes en pot montre donc que l'ali-

mentation en eau du sarment est une condition nécessaire pour que la réactivation du phloème se produise.

Cette constatation a été complétée par des observations faites sur des plantes en place dans un vignoble. Grâce à de fréquents prélèvements de sarments, nous avons pu remarquer que la disparition de la callose commence seulement à se manifester quelques jours après l'apparition des premiers pleurs sur la plante. Ces pleurs, qui sont la preuve de la reprise de l'alimentation en eau par les racines, sont déclenchés par une élévation de la température du sol comme l'ont montré HOUDAILLE et GUILLON (1895). Ils apparaissent chaque année à une époque variable qui précède généralement le débourrement de deux à plusieurs semaines. La corrélation entre l'apparition des pleurs et le début de la disparition de la callose est un fait remarquable, qui confirme bien que la réactivation du phloème est conditionnée par l'alimentation en eau de la plante entière ou du sarment isolé.

Un autre facteur joue un rôle important dans la disparition de la callose : la température. En effet, nous avons remarqué, dans les conditions naturelles, que la réactivation du phloème était d'autant plus rapide que la température moyenne extérieure était plus élevée.

Nos expériences sur l'anaérobiose des bourgeons nous ont permis de faire, sur la disparition de la callose, des observations originales qui méritent d'être signalées. Après un séjour prolongé (1 semaine) dans une atmosphère d'azote à la température de 30° C, nous avons examiné des coupes de tissus et constaté l'absence totale de dépôts de callose de type dormance sur les aires criblées. La fermentation intracellulaire qui s'est produite a fait complètement disparaître la callose dont il ne reste aucune trace. On peut supposer, soit que la callose a été utilisée comme substrat glucidique par les systèmes enzymatiques fermentaires, soit qu'elle a subi une transformation biochimique sous l'action des substances produites par la fermentation. Il nous est impossible, pour l'instant, de pencher pour l'une de ces hypothèses plutôt que pour l'autre.

b) *Relations entre l'état physiologique des bourgeons et la disparition de la callose*

On peut se demander si la disparition de la callose dans les tubes criblés n'est pas sous l'influence de facteurs intrinsèques liés à la plante elle-même et plus spécialement des bourgeons latents. Nous avons en effet déjà montré que l'entrée en dormance des bourgeons latents coïncide avec l'acquisition de la possibilité de formation de dépôts de callose de type dormance dans des sarments isolés. En vue de définir l'existence de relations éventuelles, nous avons observé, pendant plusieurs cycles végétatifs, la disparition de la callose dans le cas des boutures avec bourgeons latents et sans bourgeons latents, plantées à 20° C dans des conditions favorables à la croissance. Nous avons noté dans tous les cas la disparition progressive de la callose dans un délai allant de 2 à 4 semaines à partir de la plantation. Quel que soit l'état de dormance du bourgeon, la callose disparaît de cette façon. Les boutures sans bourgeons se comportent de la même manière que celles qui en sont pourvues. Ainsi, la réactivation du phloème paraît indépendante des bourgeons voisins et de leur état physiologique. Elle semble soumise aux seules conditions extérieures du milieu et notamment à l'alimentation en eau et à la température.

IV. — Conclusion.

Au cours de cette étude consacrée aux modifications morphologiques du phloème pendant le cycle végétatif nous avons procédé à de nombreuses observations et expériences qui nous ont permis de préciser certains points importants et d'énoncer des hypothèses.

Ainsi il nous a été possible de démontrer en particulier la présence de canalicules dans les cals qui recouvrent les aires criblées pendant le repos végétatif hivernal. Ces canalicules, d'un diamètre très faible, ne sont visibles qu'après une double coloration au bleu d'aniline et à la safranine. Leur existence pendant le repos de la végétation ne permet pas de considérer les masses de callose qui obstruent les aires criblées comme des bouchons hermétiques assurant une étanchéité parfaite aux tubes criblés. Bien qu'il n'existe pas de courant de sève élaborée dans le phloème pendant cette période il n'est pas interdit de penser que des échanges se produisent par les canalicules des masses de callose qui séparent les tubes criblés. Evidemment aucune preuve d'un tel phénomène ne peut être avancée à l'heure actuelle, mais la présence de ces canalicules doit inciter à entreprendre des recherches dans ce domaine.

L'étude des conditions de formation de la callose nous a conduit à remarquer que cette formation est une conséquence directe et non une cause de l'interruption du courant de sève dans les tubes criblés. A la suite de cette constatation nous avons émis l'hypothèse que la synthèse de la callose est une réaction d'auto-défense des tissus qui tend à s'opposer à toute variation de pression hydrostatique à la suite d'un arrêt de la circulation de la sève. Cette hypothèse demande évidemment à être vérifiée bien que de nombreux arguments militent en sa faveur.

En ce qui concerne les relations entre la formation de la callose et le cycle végétatif annuel, nous avons précisé quelques points importants. Pendant la phase de végétation active il n'existe pas de dépôt de callose dans les tubes criblés. Ces dépôts n'apparaissent que quelques jours après la chute des feuilles qui interrompt la circulation de la sève. La disparition de la callose commence dès l'apparition des pleurs et se poursuit jusqu'au débourrement. Enfin les bourgeons ne jouent aucun rôle dans la formation et la disparition de la callose des sarments qui les portent.

CHAPITRE II

VARIATIONS DE L'ACTIVITÉ CAMBIALE AU COURS DU CYCLE VÉGÉTATIF

Après avoir étudié les variations de l'état physiologique des bourgeons au cours du cycle végétatif, nous avons recherché l'incidence éventuelle de ces variations sur l'activité du cambium des boutures qui les portent. Pour cela, nous avons mis en œuvre la technique de la culture des tissus végétaux de GAUTHERET qui permet de faire une étude très précise de l'aptitude à la prolifération d'un tissu. De plus, nous avons observé cette aptitude sur des boutures avec bourgeon latent cultivées à 20° C dans du sable humide. Après la description de la méthode expérimentale suivie, nous exposerons les résultats portant sur les variations de l'activité du cambium au cours d'un cycle végétatif, d'abord pour des mérithalles isolés, ensuite pour des boutures à un bourgeon.

I. — Méthode expérimentale.

Pendant le cycle végétatif 1960-1961 nous avons prélevé en même temps que des boutures à un bourgeon destinées à l'étude du débourrement, des mérithalles sans bourgeon qui ont été cultivés dans un milieu nutritif aseptique. Le milieu nutritif utilisé est celui que conseille GAUTHERET (1959). Il est constitué d'eau, de sels minéraux, de glucose, de gélose et dans certains cas d'acide naphtalène acétique.

a) *Composition du milieu de culture*

Eau : l'eau utilisée est de l'eau distillée dans un appareil en pyrex, donc complètement dépourvue d'ions toxiques.

Sels minéraux : les sels minéraux incorporés au milieu sont répartis en deux groupes : les macroéléments et les microéléments. Nous avons employé les solutions minérales mises au point par HELLER. Leur composition est la suivante :

Solution de macroéléments

Eau	Q. S. P.	1 000 cm³
Chlorure de Potassium		0,750 g
Chlorure de Calcium		0,075 g
Nitrate de Sodium		0,600 g
Phosphate monosodique.........................		0,125 g
Sulfate de Magnésium		0,250 g

Solution de microéléments

Eau	Q. S. P.	1 000 cm³
Chlorure ferrique		1 mg
Sulfate de Zinc		1 mg
Acide borique.................................		1 mg
Sulfate de Manganèse		0,1 mg
Sulfate de Cuivre.............................		0,03 mg
Chlorure d'Aluminium		0,03 mg
Chlorure de Nickel		0,03 mg
Iodure de Potassium...........................		0,01 mg

A partir des solutions-mères le milieu de culture est ainsi constitué :

— Solution de macroéléments 250 cm³
— Solution de microéléments 1 cm³

Glucose : comme source de carbone, nous ajoutons 30 g de glucose par l.

Gélose : les solutions minérales enrichies en glucose sont ensuite incorporées dans un milieu gélosé à 0,8 %. La solution nutritive ainsi constituée est portée à l'ébullition avant d'être coulée dans des tubes en verre spécialement conçus pour les cultures de tissus. Ces tubes sont bouchés avec un tampon de coton avant d'être stérilisés à l'autoclave à 110° C pendant 20 minutes.

Acide naphtalène acétique : pour chaque prélèvement nous avons fait deux milieux différents : l'un sans acide acétique, l'autre avec acide naphtalène acétique à la concentration de 10^{-6}. L'acide naphtalène acétique a été utilisé dans le but de déterminer la réaction des tissus à son pouvoir rhizogène en fonction du stade végétatif. Une seule concentration (10^{-6}) a été adoptée car, d'après Morel (1948), elle est efficace sur des tissus de *Vitis vinifera*.

b) *Mise en culture des tissus*

Périodiquement, depuis le 1ᵉʳ juillet 1960 jusqu'au 21 mars 1961, nous avons prélevé des mérithalles de 5 à 10 cm de long de la variété *Merlot*, situés entre les bourgeons de rang 1 à 10. Ces mérithalles subissent alors un décortiquage qui consiste à supprimer l'écorce liégeuse et les fibres péricycliques. Ils sont plongés ensuite dans une solution désinfectante d'hypochlorite de calcium à 10 % où ils séjournent 30 minutes (15 seulement si les mérithalles ne sont pas encore aoûtés). On les retire après ce délai et on les lave 3 fois à l'eau stérile. Puis après un trempage instantané dans l'alcool à

95°, ils sont placés entre deux feuilles de papier stérile et raclés très superficiellement avec un scalpel. Les mérithalles, après un nouveau trempage dans l'alcool à 95° suivi d'un rinçage à l'eau stérile, sont découpés en fragments de 2 à 3 cm de long. Ce découpage tient compte du sens du mérithalle dont l'extrémité radiculaire située vers le bas du sarment, doit, après implantation dans le milieu gélosé, être tournée vers le haut et ne pas plonger dans le milieu. Les tubes sont ensuite rebouchés et recouverts d'un capuchon en polyéthylène. Toutes ces opérations se déroulent dans une pièce à ensemencement stérilisée par des lampes à rayons ultra-violets et sur une table de travail soigneusement désinfectée à l'alcool. Toutes les précautions indiquées par Gautheret sont prises scrupuleusement.

Les tubes ainsi préparés sont placés dans une étuve maintenue constamment à 24° C, dans l'obscurité.

II. — Variations de l'activité du cambium de mérithalles isolés au cours du cycle végétatif.

L'apparition des cals et des racines est soigneusement notée et, pour chaque lot de 12 mérithalles, on détermine le nombre de jours compris entre l'implantation et l'apparition d'un cal sur 50 % des mérithalles. Cette durée traduit la vitesse de formation du cal et par suite l'aptitude du cambium à proliférer. Cette aptitude peut également être appréciée grâce à la rapidité de croissance des tissus néoformés et à la taille définitive. L'aptitude à la rhizogenèse a aussi retenu notre attention. Nous avons noté le nombre de mérithalles ayant formé des racines au bout de 3 mois. Les résultats globaux de toutes ces notations et observations figurent sur le tableau 87.

De l'examen de ce tableau et des observations morphologiques des cultures découlent un certain nombre de conclusions :

1) Il est possible de distinguer deux périodes dans l'activité cambiale au cours du cycle végétatif. La *première période* coïncide avec la phase de pré-dormance des bourgeons et précède donc le début de l'aoûtement. C'est précisément la période pendant laquelle se poursuit la croissance de la plante. En 1960, elle s'est terminée au début du mois d'août. Les mérithalles prélevés et mis en culture pendant cette période manifestent très vite leur aptitude à la prolifération. Au bout de quelques jours (5 à 12) les cals apparaissent sur la face radiculaire du mérithalle et atteignent très rapidement en l'espace de 3 à 4 semaines un développement considérable (fig. 90). Une masse blanchâtre de tissus néoformés recouvre progressivement et enveloppe le mérithalle. Dans ce cal énorme émergent des racines plus ou moins nombreuses dont certaines plongent dans le milieu. Certains mérithalles présentent un cal plus réduit mais des racines plus abondantes et plus développées (fig. 91). Ainsi pendant toute cette période le cambium manifeste une très grande activité et prolifère très rapidement.

A partir de l'arrêt de croissance des sarments qui coïncide avec l'entrée en dormance des bourgeons et le début de l'aoûtement (début d'août en 1960), commence la *deuxième période* de l'activité cambiale. Cette période se caractérise principalement par une réduction importante de l'aptitude du cambium à la prolifération. Dans l'intervalle de deux prélèvements successifs (15 juillet-1 août) l'activité cambiale a très

TABLEAU 87

Variations de l'activité cambiale au cours du cycle végétatif 1960-1961

Dates de mise en culture	Avec acide naphtalène acétique			Sans acide naphtalène acétique		
	Formation de cal apparent		Nombre de mérithalles (sur 12) ayant formé des racines au bout de 3 mois	Formation de cal apparent		Nombre de mérithalles (sur 12) ayant formé des racines au bout de 3 mois
	Nombre de jours entre l'implantation et l'apparition d'un cal sur 50 % des mérithalles	Nombre de mérithalles (sur 12) ayant formé un cal		Nombre de jours entre l'implantation et l'apparition d'un cal sur 50 % des mérithalles	Nombre de mérithalles (sur 12) ayant formé un cal	
1 juillet	7	12	10	7	12	9
15 juillet	12	11	3	12	12	3
1 août	28	6	2	30	6	2
1 septembre	25	10	0	18	11	3
14 septembre	30	12	3	20	9	7
3 octobre	30	7	1	30	10	4
19 octobre	29	7	1	29	9	2
3 novembre	35	8	1	35	6	0
17 novembre	29	10	0	23	11	1
5 décembre	35	10	0	23	10	3
16 décembre	22	12	4	25	12	3
17 janvier	20	10	4	21	7	4
6 février	24	9	0	24	7	1
1 mars	20	8	1	20	11	0
21 mars	10	9	4	10	10	2

Le débourrement dans les conditions naturelles a eu lieu le 9 mars 1961.

fortement baissé. L'apparition d'un cal apparent est retardée et ne se manifeste qu'au bout d'une longue période de l'ordre de 20 à 30 jours. Certains mérithalles ne présentent pas de cal apparent, mais une simple prolifération intéressant quelques amas cellulaires internes. La croissance des tissus néoformés est lente et la taille définitive du cal, atteinte au bout de 2 à 3 mois, est toujours très restreinte (fig. 92 et 93). De plus, la prolifération ne commence chez certains mérithalles qu'au bout d'un temps très long. Les racines, quand elles apparaissent, se forment toujours après l'apparition du cal et dépassent rarement une longueur de 2 à 5 cm. Ces caractéristiques se maintiennent sensiblement identiques pendant tout le repos végétatif, jusqu'au moment du débourrement dans les conditions extérieures. Par contre pour le prélèvement du 21 mars, effectué 12 jours après le débourrement, l'aptitude à la prolifération a augmenté puisque 50 % des mérithalles présentent un cal au bout de 10 jours. Cet accroissement de l'activité cambiale est une conséquence du débourrement et de la croissance du rameau issu du bourgeon.

2) Il n'est apparu aucune différence entre les mérithalles cultivés sur un milieu avec acide naphtalène acétique et ceux cultivés sur un milieu témoin privé de cette substance. L'activité du cambium ne semble pas avoir été influencée par la présence de cette hétéroauxine à la dose employée (10^{-6}). La rhizogenèse elle-même, favorisée généralement par l'adjonction au milieu d'acide naphtalène acétique, n'est pas modifiée d'une manière perceptible. Tout se passe comme si cette hétéroauxine était sans effet sur les tissus. Pendant la première période où la prolifération et la rhizogenèse sont actives par suite de la richesse des tissus en auxines endogènes, l'acide naphtalène acétique apporté au milieu est peut-être superflu. Pendant la seconde période, marquée par une faible activité cambiale et une rhizogenèse réduite, attribuables certainement à une carence en substances auxiniques endogènes, l'acide naphtalène acétique se révèle inactif sur les tissus. Il ne semble donc pas que cette substance soit capable à elle seule de rendre le cambium apte à une prolifération rapide pendant cette période. Une étude plus approfondie de ce phénomène demanderait à être entreprise.

III. — Variations de l'activité du cambium de boutures à un bourgeon au cours du cycle végétatif.

Nous avons observé la formation de cals et de racines sur les boutures à un bourgeon prélevées toutes les 2 semaines et plantées à 20° C dans du sable humide selon la méthode exposée dans la première partie. Ces observations portent sur 4 cycles végétatifs. Elles nous ont conduit aux conclusions suivantes :

1) Pendant la phase de pré-dormance, les bourgeons latents entrent rapidement en végétation en même temps qu'apparaissent à la base des boutures un cal plus ou moins volumineux et des racines abondantes.

2) Dès l'apparition de la phase de dormance au mois d'août, les bourgeons ne débourrent pas immédiatement, cependant qu'apparaissent sur les boutures un cal assez réduit et des racines. Ce cal se forme dans un délai de 2 à 3 semaines et cesse de croître au bout de 1 mois à 1 mois 1/2 ; sa présence n'est pas remarquée sur toutes

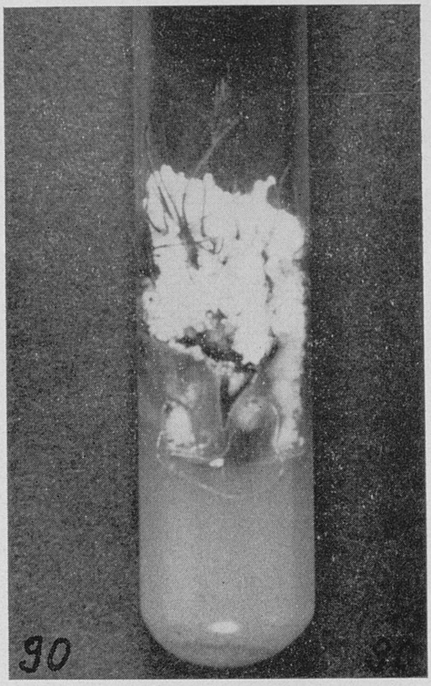


FIG. 90. — Mérithalle prélevé pendant la phase de pré-dormance. Le cal formé est très volumineux. Les racines sont peu nombreuses et présentent un développement assez réduit.

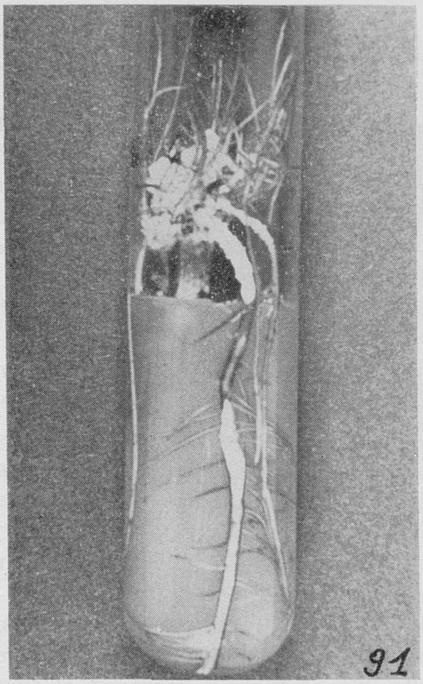


FIG. 91. — Mérithalle prélevé pendant la phase de pré-dormance. Le cal formé est assez réduit. Par contre, les racines ont pris un développement important.

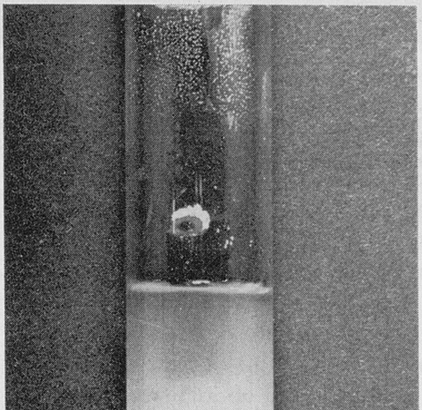


FIG. 92. — Mérithalle prélevé pendant la phase de dormance. On distingue un cal très réduit à la partie supérieure. Aucune racine ne s'est formée sur ce mérithalle.

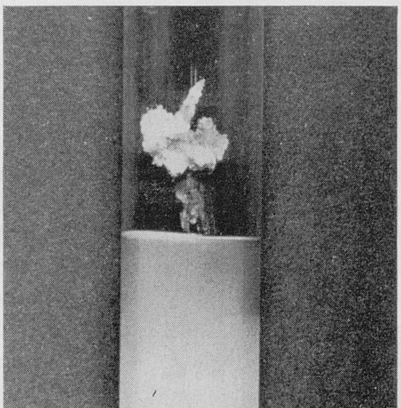


FIG. 93. — Mérithalle prélevé pendant la phase de dormance. Il s'est formé sur l'extrémité radiculaire du mérithalle un cal plus volumineux que celui de la fig. 92. On peut distinguer une racine qui émerge de la masse de ce cal.

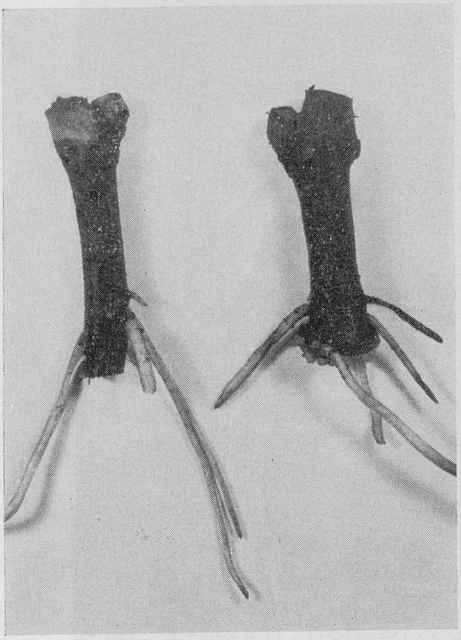


FIG. 94. — Boutures à un bourgeon prélevées pendant la phase de dormance. Au bout de 4 mois, le débourrement ne s'est pas produit mais des racines se sont formées à la base des boutures. On remarque un cal assez réduit sur la bouture de droite.

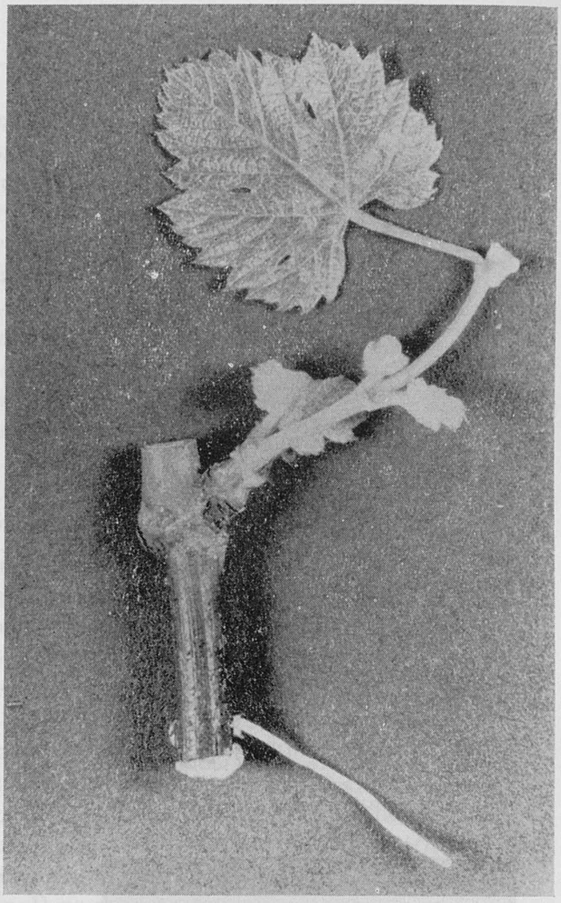


FIG. 95. — Bouture à un bourgeon prélevée pendant la phase de post-dormance. Le débourrement a eu lieu depuis 2 semaines et une racine s'est formée à la base de la bouture où l'on distingue la présence d'un cal.

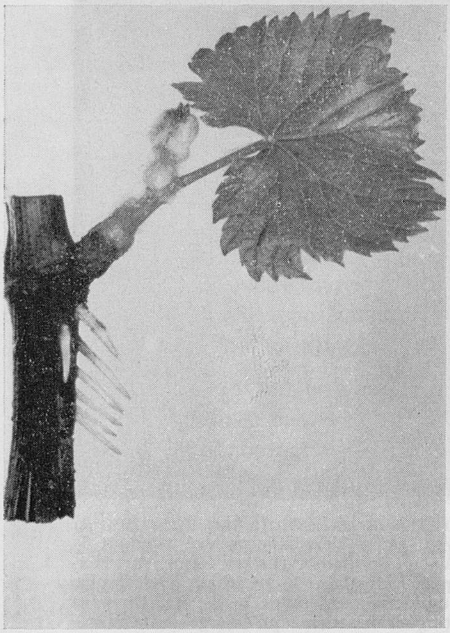


FIG. 96. — Bouture à un bourgeon prélevée pendant la phase de pré-débourrement. Le débourrement a eu lieu depuis 1 semaine. De nombreuses racines se sont développées le long d'une génératrice passant par l'axe du bourgeon.

les boutures. Les racines apparaissent le plus souvent en même temps que le cal et atteignent une longueur de quelques centimètres avant que ne s'arrête leur croissance en longueur (fig. 94). Ces tissus néoformés (cal et racines) ont donc une période de formation relativement courte, ne dépassant pas un mois. Après cette période, ils entrent dans un état de vie ralentie, comme la bouture dont ils sont issus. Souvent les racines formées se nécrosent progressivement. Lorsque le débourrement du bourgeon survient, après quelques mois, l'activité cambiale reprend dans la bouture et un nouveau cal apparaît suivi de la formation de nouvelles racines. On remarque donc que, pendant la phase de dormance, l'activité du cambium des boutures à un bourgeon est sensiblement la même que celle des mérithalles cultivés *in vitro*. La présence du bourgeon ne paraît pas influer sur l'activité cambiale.

3) Pendant les phases de post-dormance et de pré-débourrement, les bourgeons entrent assez rapidement en végétation et l'activité cambiale se manifeste comme dans la phase précédente. L'apparition du cal et des racines se produit 2 à 3 semaines après la plantation et généralement le débourrement des bourgeons survient avant l'arrêt de croissance des racines qui continuent donc à croître après la formation de la nouvelle pousse issue du bourgeon (fig. 95). Des racines nouvelles apparaissent en grand nombre à partir de ce moment-là et généralement elles sont concentrées à la base de la bouture, sur toute la circonférence. Cependant on peut observer de nombreux cas où les racines sont disposées sous le bourgeon portant la nouvelle pousse, le long d'une génératrice verticale (fig. 96).

IV. — Conclusion.

Nous venons de montrer le comportement identique du cambium de boutures avec bourgeon et sans bourgeon, tout au long du cycle végétatif. Les observations faites, tant sur des mérithalles cultivés *in vitro* que sur des boutures avec bourgeons, permettent de dégager les conclusions suivantes :

1) Le cambium, qui a une activité intense pendant la croissance, perd une grande partie de cette activité au moment de l'entrée en dormance des bourgeons latents. Sans parler de dormance, on peut toutefois avancer que le cambium entre à ce moment-là dans un état de vie ralentie caractérisé par une potentialité de prolifération faible, et par une aptitude à la rhizogenèse très réduite. Cet état se maintient sans modification notable jusqu'au débourrement des bourgeons qui déclenche la synthèse de substances auxiniques et par suite la reprise de l'activité cambiale à tous les niveaux de la bouture.

2) Pendant cette période où l'activité du cambium est restreinte, le bourgeon latent ne paraît jouer aucun rôle puisque sa présence ne modifie en rien le comportement de l'assise génératrice. Cette conclusion est importante car elle renforce l'hypothèse de l'indépendance du bourgeon latent pendant la période de dormance.

3) Ces observations faites, rappelons-le, sur une seule variété (*Merlot*), n'ont évidemment pas un caractère général et ne peuvent être étendues à d'autres variétés ou espèces. Cependant elles peuvent avoir des incidences sur le plan pratique notamment en ce qui concerne le greffage ou le bouturage, opérations qui sont basées sur l'activité du cambium.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'étude analytique et descriptive du cycle végétatif des bourgeons latents que nous avons entreprise nous a conduit à préciser de nombreux points sur lesquels nos connaissances étaient assez fragmentaires. C'est ainsi que nous avons pu intégrer la période de dormance dans le cycle végétatif annuel en déterminant ses limites dans le temps avec une certaine précision. Les résultats de nos recherches nous permettent en effet de proposer une subdivision du cycle végétatif des bourgeons latents en une succession de phases de durée variable, caractérisées par des propriétés physiologiques bien déterminées. Ces phases sont au nombre de 6.

1) *Phase de pré-dormance.*

Cette phase commence dès que les bourgeons latents néoformés sur le sarment ont atteint un degré de formation et d'organisation suffisant pour leur permettre d'entrer en végétation. *In situ*, les bourgeons ne se développent pas car ils subissent une inhibition corrélative. Par contre, isolés et placés dans des conditions favorables à la croissance, ils débourrent au bout d'un temps relativement court. Cette phase débute en juin et s'étend jusqu'au début du mois d'août.

2) *Phase d'entrée en dormance.*

Au cours de cette phase les bourgeons, qui jusqu'alors possédaient des potentialités de croissance maxima, perdent très rapidement leur aptitude à débourrer. En l'espace de quelques jours leurs potentialités de croissance deviennent minima. Cette phase, de très courte durée, se déroule généralement dans la première quinzaine du mois d'août.

3) *Phase de dormance.*

Au cours de cette phase, la dormance des bourgeons est intense, ce qui se traduit par un débourrement irrégulier et échelonné dans le temps et par une durée de débourrement très longue. Les potentialités de croissance ne subissent pendant cette phase qu'une très faible augmentation, insuffisante toutefois pour assurer une entrée en végétation rapide et régulière. Cette phase est la plus longue de toutes puisqu'elle s'étend d'août à octobre ou novembre.

4) *Phase de levée de dormance.*

Cette phase est très courte et ne dure pas plus de 7 jours. Elle est néanmoins très importante sur le plan physiologique car les bourgeons acquièrent alors les poten-

tialités de croissance qui les rendent aptes à débourrer au bout d'un temps relativement court. Le débourrement devient régulier et homogène pour tous les bourgeons. Toutefois, les potentialités de croissance ne sont pas encore maxima puisque la durée de débourrement peut encore être réduite par la Rindite. A la fin de cette phase elles atteignent un seuil d'irréversibilité. La condition nécessaire et suffisante pour que ce seuil soit atteint dans le milieu naturel est la réalisation d'une période continue au moins égale à 7 jours, au cours de laquelle la température moyenne journalière reste inférieure à 10° C. Si cette période est interrompue l'effet dû au froid préalablement subi est détruit. L'effet des basses températures est donc réversible tant que la durée reste inférieure à 7 jours consécutifs. Cette phase est évidemment variable d'une année à l'autre et peut se situer de la fin d'octobre à la fin de novembre.

5) *Phase de post-dormance.*

Les bourgeons ne sont pas sensibles aux basses températures pendant cette phase qui se déroule dans le courant de novembre, décembre et janvier, c'est-à-dire pendant la période des froids hivernaux. La durée de débourrement décroît lentement au cours de cette phase à la fin de laquelle les bourgeons ont acquis leurs potentialités de croissance maxima. La constance de la durée de cette phase (environ 2 mois) pendant 4 cycles consécutifs est un fait remarquable qui suffit à montrer que les facteurs climatiques n'exercent aucune influence sur les bourgeons pendant cette phase de post-dormance.

6) *Phase de pré-débourrement.*

Quand les bourgeons ont acquis leurs potentialités de croissance maxima, à la fin de la phase de post-dormance, ils sont aptes à réagir à toute température favorable à la croissance. A partir de ce moment-là ils deviennent le siège d'une activité métabolique qui conduit à une croissance interne dont la vitesse est sous la dépendance de la température. Les effets de la température extérieure sont alors cumulatifs. La durée de la phase de pré-débourrement est évidemment variable avec les cycles végétatifs puisqu'elle se termine avec le débourrement des bourgeons dans les conditions naturelles.

La subdivision en 6 phases du cycle végétatif des bourgeons latents, telle que nous venons de l'exposer, nous paraît correspondre assez fidèlement à la réalité car elle est basée sur des observations et des critères physiologiques qui ne sont pas contestables. Elle nous est d'une grande utilité pour l'étude de l'action des agents de levée de dormance et pour la compréhension et l'interprétation de phénomènes physiologiques complexes liés au cycle végétatif (exigences en froid, précocité de débourrement).

L'étude analytique et descriptive du cycle végétatif nous a permis en outre de préciser un certain nombre de points relatifs aux corrélations entre bourgeons latents. Nous avons montré en particulier que l'entrée en dormance des bourgeons, qui commence par la base du sarment et se poursuit vers le sommet, ne dure que 2 à 3 semaines. L'apparition de la dormance est donc un phénomène rapide. Cette apparition coïncide avec l'arrêt de croissance et avec le début de l'aoûtement des sarments. D'autre part, il nous a été possible de démontrer qu'il n'existe aucun gra-

dient d'intensité de dormance sur le sarment pendant les phases de post-dormance et de pré-débourrement. Le débourrement de bourgeons isolés est indépendant de leur position initiale sur le sarment.

* * *

Après avoir ainsi analysé le cycle végétatif et précisé les différentes phases qui le composent, nous avons entrepris l'étude de l'action de différents agents de nature physique et chimique sur la levée de dormance. Parmi les agents de nature physique, la dessiccation et les conditions d'anaérobiose ont été plus particulièrement étudiées aux températures de 0° et 30° C.

A 0° C, la dessiccation s'est révélée un facteur efficace pour supprimer la dormance pendant la phase de dormance. Son action semble renforcer celle de la température de 0° C. Ainsi l'effet des basses températures serait la résultante d'une action directe de la température et d'une action indirecte de la dessiccation.

A 30° C, le rôle favorable de la dessiccation a encore été mis en évidence. La suppression de l'état de dormance a été obtenue grâce aux conditions d'anaérobiose réalisées par l'immersion dans l'eau ou l'exposition dans une atmosphère d'azote. L'induction dans les tissus de réactions de fermentation, à la suite de l'arrêt ou du ralentissement de la respiration, constitue une condition suffisante pour assurer la suppression de la dormance.

Un point commun à l'action des agents physiques, aux températures de 0 et 30° C, revêt une grande importance. Tous les traitements effectués avec succès pour supprimer la dormance des bourgeons prélevés pendant la phase de dormance se sont révélés d'une efficacité très faible ou nulle quand ils ont été appliqués à des bourgeons prélevés pendant les phases de post-dormance et de pré-débourrement. Ainsi se trouve confirmée la notion de dormance résiduelle, qui subsiste dans les bourgeons au début de la phase de post-dormance, après que les températures basses de la phase de levée de dormance aient exercé leur action dans les conditions naturelles. Comme nous l'avons déjà mentionné, les bourgeons ayant atteint le seuil d'irréversibilité ne réagissent plus de manière sensible aux traitements par les agents physiques. A partir de ce moment-là, les potentialités de croissance qu'ils ont acquises leur permettent d'entrer en végétation normalement sans intervention d'un facteur efficace pour lever la dormance.

Nous avons ensuite approfondi l'étude de l'action de la température en conditions d'anaérobiose et d'aérobiose en cherchant à établir une loi générale d'action.

Dans des conditions d'anaérobiose, la levée de dormance a été obtenue après des durées de séjour variables pour les températures comprises entre 1 et 40° C. Nous avons montré que la vitesse d'action de ces températures obéit à une loi de nature exponentielle caractérisée par un Q 10 analogue à ceux des réactions du métabolisme. Il est donc possible de déduire de l'existence de cette loi que la levée de dormance est liée à des réactions biochimiques induites par les conditions d'anaérobiose. Ces réactions sont de nature fermentaire puisqu'elles se déroulent dans un milieu privé totalement ou partiellement d'oxygène.

Dans des conditions d'aérobiose, toutes les températures ne sont pas efficaces pour supprimer la dormance. Les températures basses, supérieures à 1° C et inférieures à un seuil compris entre 5 et 10° C, lèvent la dormance, mais au bout d'une durée de

séjour plus longue en conditions d'aérobiose qu'en conditions d'anaérobiose. Les températures hautes, comprises entre 60° C et un seuil situé entre 40 et 50° C, agissent efficacement aussi bien en conditions d'aérobiose qu'en conditions d'anaérobiose.

L'ensemble de ces résultats et plus particulièrement la discontinuité des vitesses d'action nous a conduit à supposer qu'un changement du mode d'action de la température se produit entre 40 et 50° C. Au-dessous de ce seuil, la température agit en modifiant le métabolisme respiratoire notamment par l'induction de réactions de fermentation. Au-dessus de ce seuil, les hautes températures produiraient une modification de la structure physique du protoplasme qui serait à l'origine de la levée de dormance.

Parmi les agents chimiques dont l'action a été étudiée figurent l'acide gibbérellique et certaines substances inhibitrices de la respiration.

L'acide gibbérellique se comporte comme un antagoniste de la levée de dormance. Appliqué pendant la dormance, il en accentue l'intensité en retardant le débourrement. Son action est d'autant plus sensible que la dose employée est plus élevée et que l'intensité de la dormance est plus grande.

Les substances inhibitrices de la respiration (cyanure de potassium, dinitrophénol, azoture de sodium) ont été employées avec succès pour supprimer la dormance. Ce résultat confirme encore une fois que l'induction d'une fermentation intracellulaire est un facteur suffisant pour obtenir la levée de dormance.

* * *

Après avoir ainsi mis en évidence l'action des agents physiques et chimiques sur la dormance nous avons entrepris l'étude des échanges respiratoires des bourgeons et des modifications qu'ils subissent sous l'effet de ces agents.

Les bourgeons isolés ont une intensité respiratoire élevée au moment de leur formation. Mais cette intensité décroît pendant la phase de pré-dormance et de dormance, jusqu'en septembre, époque à laquelle elle se stabilise. Elle se maintient ainsi jusqu'à la phase de pré-débourrement au cours de laquelle l'élévation de la température extérieure la fait croître. Le coefficient d'action de la température (Q_{10}) sur l'intensité respiratoire est assez bas pendant la phase de dormance mais il augmente ensuite dès la phase de post-dormance pour atteindre une valeur maximum pendant la phase de pré-débourrement.

Notre étude des échanges respiratoires a porté également sur des boutures à un bourgeon. Elle a été précédée d'une étude préliminaire destinée à préciser les variations de l'intensité respiratoire en fonction des dimensions des boutures et des mérithalles. Après avoir montré le rôle important joué par les deux sections transversales d'une bouture dans les échanges respiratoires, nous avons défini les normes auxquelles devaient être conformes les boutures à un bourgeon destinées à l'étude comparée du métabolisme respiratoire.

Une autre étude préliminaire a permis de déterminer la valeur du point d'extinction, qui se situe entre 3 et 3,5 % d'oxygène.

Dans une atmosphère normale la vitesse d'absorption d'oxygène est une fonction linéaire du temps et une fonction exponentielle de la température. Mais cette vitesse d'absorption ne varie selon une loi exponentielle que dans une certaine zone de températures située entre deux seuils, l'un compris entre 5 et 10° C, l'autre entre

40 et 50° C. Les températures basses, inférieures au seuil le plus bas, réduisent très fortement l'intensité respiratoire. Il en est de même pour les températures hautes, supérieures au seuil le plus haut. Ces seuils correspondent à ceux que nous avons établis dans l'étude de la loi d'action de la température sur la levée de dormance.

Dans une atmosphère d'azote, la vitesse d'émission de CO_2 d'origine fermentaire est également une fonction linéaire du temps et une fonction exponentielle de la température. Contrairement à la vitesse d'absorption d'oxygène, la vitesse d'émission de CO_2 obéit à la loi exponentielle dans la totalité de la zone de températures allant de 1 à 50° C.

Après avoir ainsi analysé les échanges respiratoires des boutures à un bourgeon dans des conditions normales, nous avons recherché les modifications apportées par les différents traitements de levée de dormance, en essayant d'établir entre ces deux phénomènes des relations de cause à effet.

Le premier agent étudié a été la Rindite. Ce produit provoque, dès la fin du traitement, à la fois une accélération de l'absorption d'oxygène et un déclenchement de phénomènes fermentaires. La fermentation intracellulaire ainsi induite dans des conditions aérobies se poursuit pendant plusieurs jours et cesse complètement quelque temps avant le débourrement des bourgeons. Ces réactions fermentaires augmentent considérablement la glycolyse dans les tissus et provoquent ainsi une inhibition de l'effet Pasteur. La toxicité de la Rindite observée avant l'entrée en dormance semble due à une sensibilité des tissus aux produits issus de la fermentation induite.

Les autres substances chimiques utilisées (cyanure de potassium, dinitrophénol, azoture de sodium) possèdent en commun la propriété de provoquer une fermentation intracellulaire accompagnée d'une légère perturbation de l'absorption d'oxygène, variable avec la nature de la substance et la dose employée. Dans tous les cas on note une augmentation de la glycolyse à la suite du traitement.

L'acide gibbérellique se comporte comme un activateur de l'intensité respiratoire mais reste sans action sur le quotient respiratoire. Il n'inhibe que partiellement la fermentation induite par un traitement préalable par la Rindite.

La réalisation de conditions d'anaérobiose par l'immersion dans l'eau conduit à une réduction de l'intensité respiratoire d'autant plus grande que la température est plus élevée. Parallèlement, une fermentation est induite dans les tissus.

La dessiccation entraîne une réduction de l'intensité respiratoire des tissus mais ne perturbe pas le quotient respiratoire. Il n'y a donc pas dans ce cas de fermentation intracellulaire apparente.

Connaissant l'action des agents physiques et chimiques sur la levée de dormance et sur le métabolisme respiratoire, nous avons été amené à faire la synthèse de toutes les données acquises et à énoncer un certain nombre de conclusions générales :

1) L'existence d'une fermentation intracellulaire induite par des agents physiques ou chimiques constitue une condition suffisante pour assurer la suppression de la dormance.

2) Cette condition n'est pas nécessaire dans tous les cas puisque les températures hautes (supérieures au seuil situé entre 40 et 50° C), les températures basses (inférieures au seuil situé entre 5 et 10° C) et la dessiccation sont efficaces, sans pour autant induire une fermentation apparente.

Ces conclusions nous ont tout naturellement conduit à une discussion sur la nature de l'action des températures hautes, des températures basses et de la dessiccation. A la suite de cette discussion nous avons avancé l'hypothèse que le mécanisme de la levée de dormance des bourgeons serait double. Le premier mettrait en jeu des réactions de fermentation intracellulaire et serait, de ce fait, de nature biochimique. Le second consisterait en une modification de la structure physique du protoplasme et serait donc de nature physico-chimique. Tous les agents de levée de dormance étudiés agiraient selon le premier mécanisme à l'exception des hautes températures dont l'action s'exercerait par le second.

Quoi qu'il en soit, si des réactions de fermentation se produisent au début du processus physiologique qui mène à la levée de dormance, il n'en reste pas moins que la chaîne de réactions qui conduit les bourgeons dormants au stade du débourrement reste encore inconnue. Il reste à établir notamment le rôle exact de la fermentation et des produits métaboliques qu'elle engendre et à relier son action à l'acquisition par les tissus dormants des potentialités de croissance qui leur faisaient défaut. C'est une voie nouvelle ouverte pour une étude biochimique du métabolisme qui seule permettra d'approfondir le mécanisme complexe de la dormance.

* * *

Après avoir précisé les différentes phases du cycle végétatif des bourgeons latents, étudié l'action des divers agents physiques et chimiques sur la dormance et recherché une explication générale au mécanisme complexe de la levée de dormance, nous avons entrepris une étude des modifications morphologiques du phloème et des variations de l'activité cambiale pendant le cycle végétatif. Dans le phloème, nous nous sommes intéressé exclusivement à la callose qui recouvre les aires criblées pendant le repos végétatif. De nos observations il est possible de retirer les conclusions suivantes :

1) Les dépôts de callose sont de deux types : le *type blessure* qui est une simple imprégnation de la membrane criblée apparaissant à la suite de toute cause qui interrompt la circulation de la sève dans les tubes criblés (blessure, défoliation) et le *type dormance* qui se caractérise par la présence de cals épais sur les aires criblées principales et secondaires.

2) La callose de type dormance n'apparaît sur des plantes en place que quelques jours après la chute des feuilles qui interrompt le courant de sève.

3) La synthèse de la callose résulte d'un processus enzymatique et nous supposons qu'elle constitue une réaction d'auto-défense des tissus qui tend à s'opposer à toute variation de la pression hydrostatique consécutive à un arrêt de la circulation de la sève.

4) L'existence pendant le repos végétatif de canalicules très fins a été démontrée dans les masses de callose de type dormance. La possibilité d'échanges entre les tubes criblés par l'intermédiaire de ces canalicules a été envisagée. L'existence d'une structure particulière avec nodule médian a pu être mise en évidence dans les aires criblées secondaires qui recouvrent les parois latérales des tubes criblés.

5) La disparition de la callose sur les plantes en place est un phénomène conditionné par l'apparition des pleurs et qui ne dépend en aucune façon de l'état physiologique des bourgeons latents voisins.

Le cambium des boutures qui portent les bourgeons subit également des variations d'activité au cours du cycle végétatif. Pendant la phase de pré-dormance il possède une activité intense qui se traduit par une prolifération très rapide et une aptitude élevée à la rhizogenèse. Cette activité se restreint et se ralentit dès l'apparition de la dormance dans les bourgeons. Toutefois, pendant toute la période de repos végétatif, le cambium conserve certaines potentialités de prolifération mises en évidence par la culture de mérithalles sur milieu gélosé et ne peut donc pas être considéré en état de dormance proprement dite. Il recouvre une activité intense à la suite du débourrement des bourgeons.

Pendant toute la période où les potentialités du cambium sont réduites, le bourgeon latent n'exerce aucune influence apparente sur le comportement du cambium qui reste le même avec et sans bourgeon. Il semble donc que, pendant les différentes phases de dormance, il existe une indépendance totale entre les bourgeons latents d'un sarment et le cambium des mérithalles qui les portent. Les corrélations entre ces deux types de méristèmes ne se rétablissent qu'à la suite de l'entrée en végétation des bourgeons.

* * *

Les résultats que nous venons d'exposer concernent, rappelons-le, une seule variété de *V. vinifera* (*Merlot*) étudiée dans un seul milieu naturel. Il serait donc hasardeux de les transposer tels quels à d'autres variétés de la même espèce dans des milieux différents. Toutefois, si des restrictions et des réserves sont à faire en ce qui concerne notamment certaines caractéristiques physiologiques propres à la variété, il n'en reste pas moins que de nombreuses conclusions conservent une valeur générale suffisante pour être appliquées non seulement à d'autres variétés mais peut-être encore à d'autres espèces. Nous pensons en effet que les résultats acquis à la suite de l'étude de l'action des agents physiques et chimiques sur le métabolisme respiratoire et la levée de dormance des bourgeons ne sont pas spécifiques de la variété étudiée mais qu'il y a de grandes chances pour qu'ils soient également valables, à quelques différences près, dans le cas d'autres variétés et espèces de Vigne et même d'autres végétaux ligneux. Ces probabilités ne peuvent évidemment devenir des certitudes qu'après de sérieuses vérifications.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALEXANDER D. M., WOODHAM R. C., 1962. Premature bursting of Sultana buds. *Nature*, **194**, 206-207.

ALLARY S., 1959. Substances de croissance et dormance des bourgeons de *Quercus pedunculata* Ehrh. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **249**, 1957-1959.

ALLARY S., 1960. Evolution annuelle des substances inhibitrices acides des bourgeons de *Quercus pedunculata* Ehrh. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **250**, 911-913.

ALLARY S., 1961a. Remarques sur le rôle du complexe inhibiteur β dans la dormance des bourgeons de *Quercus pedunculata* Ehrh. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **252**, 930-932.

ALLARY S., 1961b. Evolution des inhibiteurs et des stimulateurs au cours de la dormance du chêne. *Bull. Soc, Fr. Physiol. Végét.*, **7**, 75.

ALLEN R. M., 1960. Changes in acid growth substances in terminal buds of long leaf pine sapling during the breaking of winter dormancy. *Plant Physiol.*, **13**, 555-558.

ALLEN P. J., PRICE W. H., 1950. The relation between respiration and protoplasmic flow in the slime mold, *Physarum polycephalum*. *Amer. J. Bot.*, **37**, 393-402.

ALLEWELDT G., 1957. Der Einfluss von Photoperiode und Temperatur auf Wachstum und Entwicklung von Holzpflanzen unter besonderer Berücksichtigung der Gattung Vitis. *Vitis*, **1**, 159-180.

ALLEWELDT G., 1959a. Die Wirkung der Gibberellinsaüre auf einjährige Reben bei verschiedener Photoperiode. *Vitis*, **2**, 23-33.

ALLEWELDT G., 1959b. Austriebshemmung ruhender Knospen von Reben durch Gibberellinsaüre. *Naturwiss.*, **46**, 434-435.

ALLEWELDT G., 1960. Untersuchungen über den Austrieb der Winterknospen von Reben. *Vitis*, **2**, 134-152.

ALLEWELDT G., 1961. Untersuchungen über die Kausalität zwischen Gibberellin Behandlung und Austriebshemmung bei Reben. *Vitis*, **2**, 266-282.

ALLEWELDT G., RADLER F., 1962. Interrelationship between photoperiodic behavior of grapes and growth of plant tissue cultures. *Plant Physiol.*, **37**, 376-379.

ALVIM P. T., 1960. Moisture stress as a requirement for flowering of coffee. *Nature*, **132**, 354.

AMLONG H. U., NAUNDORF G., 1938. Über die Bedeutung der Wuchsstoffe für das Frühtreiben. *Gartenbauwiss.*, **12**, 116-120. *In Doorenbos*, 1953.

ANTCLIFF A. J., 1957. Salt status and time of bursting of the Sultana. *J. Austr. Inst. Agric. Sci.*, **23**, 76-77.

ANTCLIFF A. J., MAY P. 1961. Dormancy and burst in Sultana vines. *Vitis*, **3**, 1-14.

ARENS K., 1949. Prova de calose por meio da microscopia a luz fluorescente e aplicações do metodo. *Lilloa*, **18**, 71-75.

ASPINALL G. O., KESSLER G., 1957. The structure of callose from the grape vine. *Chem. and Ind.*, 1926.

AVERY G. S., BURKHOLDER D. R., CREIGHTON H. B., 1937. Production and distribution of growth hormone in shoots of Aesculus and Malus, and its probable role in stimulating cambial activity. *Amer. J. Bot.*, **24**, 51-58.

AYMARD J., 1904. Les anesthésiques et le forçage des plantes. Montpellier. *In* Chouard, 1951.

Baggiolini M., 1952. Les stades repères dans le développement annuel de la Vigne et leur utilisation pratique. *Rev. Rom. Agric. Vitic.*, **8**, 4-6.

Bahgat M., 1931. Somes changes occuring in resting tissues of the Bartlett pear during the breaking of rest. Doctoral thesis, Univ. Calif. Berkeley.

Barbier R., 1954. Préculture et culture dérobée des Pommes de terre. *C. R. Acad. Agric. Fr*, **40**, 79-84.

Barker J., El Saifi A. F., 1952. Studies in the respiratory and carbohydrate metabolism of plant tissue. I. Experimental studies of the formation of carbon dioxide, lactic acid and other products in potato tubers under anaerobic conditions. *Proc. Roy. Soc. B.*, **140**, 362-385.

Barskaja E. I., Oknina E. Z., 1959. Le rôle des acides nucléiques dans les processus de la croissance et leurs effets sur la dormance des bourgeons à fruits (en russe). *Fiziol. Rast.*, **6**, 457-464.

Beevers H., 1953. 2-4 Dinitrophénol and plant respiration. *Amer. J. Bot.*, **40**, 91-96.

Bennett J. P., 1949. Temperature and bud-rest period. *Calif. Agric.*, **3**, 9-12.

Bennett J. P., Skoog F., 1938. Preliminary experiments on the relation of growth promoting substances to the rest period in fruit trees. *Plant Physiol.*, **13**, 219-225.

Bennett Clark T. A., Kefford N. P., 1953. Chromatography of the growth substances in plant extracts. *Nature*, **171**, 655.

Bernstein Z., Klein S., 1957. Starch and sugar in canes of summer-pruned *Vitis vinifera* Plants. *J. Exper. Bot.*, **8**, 87-94.

Biddulph O., Cory R., 1960. Demonstration of two translocation mechanisms in studies of bidirectionnal movement. *Plant Physiol.*, **35**, 689-695.

Black M. W., 1953. The problem of prolonged rest in deciduous trees. *Rep.* 13 *th. Int. Hort. Congr.*, 1122-1131.

Blommaert K. L. J., 1954. Growth and inhibiting substances in relation to the rest period of the potato tuber. *Nature*, **174**, 970.

Blommaert K. L. J., 1955. The significance of auxins and growth inhibiting substances in relation to winter dormancy of the peach tree. *South. Afr. Dept. Agr. Sci. Bull.* **368**, 23.

Blommaert K. L. J., 1959. Winter temperature in relation to dormancy and the auxin and growth inhibitor content of peach buds. *South. Afr. J. Agric. Sc.*, **2**, 507-514.

Boo L., 1961. The effect of gibberellic acid on the inhibitor β complex in resting potato. *Plant Physiol.*, **14**, 676-681.

Boresch K., 1924. Zur Analyse der frühtreibenden Wirkung des Warmbades. *Biochem. Z.*, **143**, 313-334. *In* Doorenbos, 1953.

Boresch K., 1926. Zur Analyse der frühtreibenden Wirkung des Warmbades. *Biochem. Z.*, **170**, 466-496. *In* Doorenbos, 1953.

Boresch K., 1928. Zur Analyse der frühtreibenden Wirkung des Warbades. *Biochem. Z.*, **202**, 180-201. *In* Doorenbos, 1953.

Borgstrom G., 1939. The transverse reactions of plants. Thèse, Lund. *In* Doorenbos. 1953.

Bouard J., 1960. Recherches sur l'aoûtement des sarments de la Vigne. Thèse 3ᵉ cycle, Bordeaux.

Boureau E., 1954. Anatomie Végétale I, 330 p. Presses Univ. Fr., Paris.

Boyce A., Chandler W. H., Kimball M. H., 1946. Termination of the rest period of deciduous trees. *U. S. Patent* **2**, 166. *In* Chouard, 1951.

Boysen Jensen P., 1935. Die Wuchsstofftheorie. 69 p. Iéna. *In* Doorenbos, 1953.

Branas J., Bernon G., Levadoux L., 1946. Eléments de Viticulture générale. 400 p. Ec. Nat. Agr. Montpellier.

Brian P. W., 1959. Effects of Gibberellins on plant growth and development. *Biol. Rev.* **34**, 37-84.

Brian P. W., Petty J. M. P., Richmond P. T., 1959. Effect of gibberellic acid on development of autumn colour and leaf fall of deciduous woody plants. *Nature*, **183**, 58-59.

Brooks R. M., Philp G. L., 1941. Climate in relation to deciduous fruit production in California. I. Effect of the warm winter of 1940-1941 on peach and nectarine varieties in Northern California. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **39**, 190-194.

BROOKS R. M., 1942. Climate in relation to deciduous fruit production in California. II. Effect of the warm winter of 1940-1941 on apricot, plum and prune varieties in Northern California. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **40**, 209-211.

BROWN D. S., 1952. Climate in relation to deciduous fruit production in California. IV. Effect of the mild winter of 1950-1951 on deciduous fruits in Northern California. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **59**, 111-118.

BROWN D. S., 1960. The influence of gibberellin on resting pear buds. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **76**, 52-58.

BUIS R., 1959. Quelques observations sur les dormances hivernales des bourgeons et du cambium de plantes ligneuses. *C. R. Soc. Biol.*, **153**, 1218-1221.

BRUNNING E., 1948. Entwicklungs und Bewegungsphysiologie der Planze 464 p. Springer-Verlag OHG, Berlin. *In* Samish, 1954.

CATHEY H. M., 1956. On the breaking of dormancy of Forsythia by hot water and chemical solutions. *Meded. Dir. Tuinb.*, **10**, 768-773.

CHAMPAGNAT P., 1954. Les corrélations sur le rameau d'un an des végétaux ligneux. *Phyton*, **4**, 1-102.

CHAMPAGNAT P., 1955. Les corrélations entre feuilles et bourgeons de la pousse herbacée du Lilas. *Rev. gén. Bot.*, **62**, 325-371.

CHANDLER W. H., TUFTS W. P., 1934. Influence of the rest period on opening of buds of fruit trees in spring and on development of flower buds of peach tree. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **30**, 180-186.

CHANDLER w. H., KIMBALL M. H., TUFTS W. P., WELDON G. P., 1937. Chilling requirements for opening buds on deciduous orchard trees and some other plants in California. *Bull. Calif. Agr. Exp. St.*, **611**, 1-63.

CHANDLER W. H., 1951. Deciduous orchards. 436 p. Lea and Febiger, Philadelphia.

CHANDLER W. H., BROWN D. S., 1951. Deciduous orchards in California winters. *Calif. Agr. Ext. Serv. Circ.*, **179**, 1-38.

CHAN-THOM., 1951. A study of the respiration of hardy pear buds in relation to the rest period. Doctoral thesis, Univ. Calif. Berkeley.

CHOUARD P., 1951. Dormances et inhibitions des graines et des bourgeons. Préparation au forçage. Thermopériodisme. 157 p. Centre. Doc. Univ., Paris.

CHOUARD P., 1957. Diversité des mécanismes des dormances, de la vernalisation et du photopériodisme révélée notamment par l'action de l'acide gibbérellique. *Mém. Soc. Bot. Fr.*, 5-64.

CHOUARD P., 1960. Vernalization and its relation to dormancy. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **11**, 191-238.

COMBES R., 1933. Contribution à l'étude biochimique du forçage des plantes ligneuses. *Rev. gén. Bot.*, **35**, 133-158.

COOPER N. C., PEYNARD A., 1958. Effect of gibberellic acid on growth and dormancy in Citrus. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **72**, 284-289.

COUVY J., 1962. Présence d'une substance de croissance et d'un inhibiteur dans les bourgeons et les pousses de première année chez *Pinus pinaster* Sol. Evolution de ces substances au cours de l'année. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **254**, 2643-2645.

COVILLE F. V., 1920. The influence of cold in stimulating the growth of plants. *J. Agric. Res.* **20**, 151-160. *In* Chouard, 1951.

CRONENBERGER L., 1959. Evolution de quelques constituants des bourgeons de Merisier. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **249**, 475-477.

CURRIER H. B., 1957, Callose substance in plant cells. *Amer. J. Bot.*, **44**, 478-488.

CURRIER H. B., ESAU K., CHEADLE V. I., 1955. Plasmolytic studies in phloem. *Amer. J. Bot.*, **42**, 68-81.

CURRIER H. B., STRUGGER S., 1956. Aniline blue and fluorescence microscopy of callose in bulb scales of *Allium cepa* L. *Protoplasma*, **45**, 552-559.

DARROW G. M., 1946. Rest period requirements for blueberries. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **47**, 224-234.

DENNIS F. G., EDGERTON L. J., 1961. The relationship between an inhibitor and rest in peach flower buds. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **77**, 107-116.

DENNY F. E., STANTON E. N., 1928. Chemical treatments for shortening the rest period of pot-grown woody plants. *Amer. J. Bot.*, **15**, 327-336.

DENNY F. E., MILLER L. P., 1932. Effect of ethyle ne chlorhydrin vapors upon dormant lilac tissues. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **4**, 513-528.

DENNY F. E., MILLER L. P., 1934. Hastening the germination of dormant gladiolus cormels with vapors of ethylene chlorhydrin. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **6**, 31-38.

DENNY F. E., 1946 a. Gas content of plant tissue and respiration measurements. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **14**, 257-276.

DENNY F. E., 1946 b. Accumulation of carbon dioxide in potato tuber tissue under conditions for the continuous removal of the exhaled gas. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **14**, 315-322.

DENNY F. E., 1947. Changes in oxygen, carbon dioxide and pressure caused by plant tissue in a closed space. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* **14**, 383-396.

DE VILLIERS G. D. B., 1947. Winter temperature and fruit yield. *Farm. South Afr.*, **22**, 638-644. *In* Doorenbos, 1953.

DONOHO C. W., WALKER D., 1957. Effect of gibberellic acid on breaking of rest period in Elberta peach. *Science*, 3284, 1178-1179.

DOORENBOS J., 1953. Review of the literature on dormancy in buds of woody plants. *Meded. Landb. Wag.*, **53**, 1-24.

DOSTAL R., 1942. Über das Frühtreiben der Fliederzweige (*Syringa vulgaris*) und Kartoffelknollen (*Solanum tuberosum*) und die hormonale Deutung dafür. *Gartenbauwiss*, **16**, 195-106. *In* Doorenbos, 1953.

EGGERT F. P., 1951. The auxin content of spur-buds of apple as related to the rest period. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **62**, 191-200.

EGGERT F. P., 1951. A study of rest in several varieties of apple and in other fruit species grown in New York State. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **57**, 169-178.

ELIASSON L., 1959. Effect of dinitrophenol and glucose on oxygene uptake of wheat root tissue. *Physiol. Plantarum*, **12**, 551-558.

ESAÜ K., 1948. Phloem structure in the grapevine and its seasonal changes. *Hilgardia*, **18**, 217-296.

ESAÜ K., CURRIER M. B., CHEADLE V., 1957. Physiology of phloem. *Annu. Rev. Plant. Physiol.*, **8**, 349-374.

ESCHRICH W., 1954. Ein Beitrag zur Kenntnis der Kallose. *Planta*, **44**, 532-542.

ESCHRICH W., 1956. Kallose. *Planta*, **47**, 487-530.

FALLOT J., 1955 a. Traitement des boutures de vigne par la rindite dans le but d'avancer leur débourrement. *Ann. Ec. Nat. Sup. Agro. Toulouse*, **3**, 21-25.

FALLOT J., 1955 b. Cultures aseptiques de tiges de vignes prélevées juste avant et pendant le repos hivernal. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **90**, 173-181.

FALLOT J., 1955 c. Cultures de tissus de quelques espèces et variétés du genre Vitis et leur comportement. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **90**, 163-172.

FALLOT J., 1958. Induction par *Bacillus megatherium* de la prolifération *in vitro* des tissus de tiges de *Vitis rupestris* prélevées pendant la période de repos végétatif. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **246**, 295-298.

FALLOT J., 1959. La prolifération *in vitro* du cambium de *Vitis rupestris* provoqué par *Bacillus megatherium*, dépend d'un facteur diffusible présent dans le milieu de culture de cette bactérie. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **248**, 2237-2239.

FALLOT J., 1960. Effet de l'activité des bourgeons de Vigne sur la prolifération *in vitro* du cambium. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **251**, 2576-2577.

FALLOT J., 1961 a. Activité comparée des méristèmes primaires et secondaires des tiges de la Vigne. *Bull. Soc. Fr. Physiol. végét.*, **7**, 75-77.

FALLOT J., 1961 b. Effets du froid et de la rindite sur les méristèmes de tiges de *Vitis rupestris* du Lot en repos végétatif. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **24**, 3861-3863.

FENNELL J. L., 1948. Inheritance studies with the tropical grapes. *J. Hered.* **39**, 54-64.

FIDALGO O., 1954. The fluorescence of phloem with aniline. *Ann.* di *Bot.*, **24**, 431-437.

FIDLER J. C., 1948. The conserving influence of oxygen on respirable substrates. *Ann. Bot.*, **12**, 421-426.

Fischer A., 1886. *Ber. Math. Phys. Kl. kgl. sächs. Ges. d. Wiss.*, **38**, 291-336. *In* Zimmermann, 1960.

Frey-Wyssling A., Epprecht W., Kessler G., 1957. Zur Charakterisierung der Siebröhren-Kallose. *Experientia*, **13**, 22-23.

Galston A. W., Purves W. K., 1960. The mechanism of action of auxin. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **11**, 239-276.

Gardner F. E., 1929. Composition and growth initiation of dormant Bartlett pear shoots as influenced by temperature. *Plant Physiol.*, **4**, 405-434.

Gardner W. W., Allard H. A., 1923. Further studies in photoperiodism, the response of the plant to relative length of day and night. *J. Agric. Res.*, **29**, 871-920.

Gassner G., 1925. Frühtreibversuche mit Blausaüre. *Ber. D. Bot. Ges ellsch.*, **43**, 132-137. *In* Chouard, 1951.

Gautheret R. J., 1959. La culture des tissus végétaux. 863 p. Masson, Paris.

Genkelj P. A., Oknina E. Z., 1948. Dormance chez les plantes (en russe). *Dolk. Akad. Nauk. SSSR*, **62**, 409-412. *In* Samish, 1953.

Glinka Z., Reinhold L., 1962. Rapid changes in permeability of cell membranes to water brought about by Carbon dioxide and oxygen. *Plant Physiol.*, **37**, 481-486.

Gouwentak C. A., 1941. Cambial activity as dependent on the presence of growth hormone and the non-resting condition of stems. *Proc. Ned. Akad. Wetensch.*, **14**, 854-863.

Guthrie J. D., 1940. Role of glutathion in the breaking of rest period of buds by ethylene chlorhydrin. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **2**, 261-270.

Guthrie J. D., 1941-1942. Sprays that break the rest period of peach buds. *Contrib. Boyce Thompson Int.*, **12**, 45-47.

Haberlandt G., 1921. Zur Physiologie der Zellteilung. VI. Uber Auslösung von Zellteilungen durch Wundhormone. *Sitzungh. Preuss. Akad. Wiss.*, 221-234. *In* Chouard, 1951.

Hackett D. P., 1959. Respiratory mechanisms in higher plants. *Annu. Rev. Plant. Physiol.*, **10**, 113-146.

Hemberg T., 1947. Studies of auxins and growth-inhibiting substances in the potato tuber and their significance with regard to its rest period. *Acta Hort. Berg.*, **14**, 133-213.

Hemberg T., 1949. Growth-inhibiting substances in terminal buds of Fraxinus *Physiol. Plantarum*, **2**, 37-44.

Hemberg T., 1958 a. The concurrence of acid inhibitors in resting terminal buds of Fraxinus. *Physiol. Plantarum*, **2**, 610-613.

Hemberg T., 1958 b. The significance of the inhibitor complex in the rest period of the potato tuber. *Physiol. Plantarum*, **2**, 615-625.

Hemberg T., Larsson I., 1961. The inhibitor β complex from resting potato tubers as an inhibitor of α-amylase. *Physiol. Plantarum*, **14**, 861-867.

Hendershott C. H., Bailley L. F. 1955. Growth inhibiting substances in extracts of dormant flower buds peach. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **65**, 85-92.

Hendershott C. H., Walker D. R., 1959 a. Seasonal fluctuation in quantity of growth substances in resting peach flower buds. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **74**, 121-129.

Hendershott C. H., Walker D. R., 1959 b. Identification of a growth inhibitor from extracts of dormant peach flower buds. *Science*, **130**, 798-800.

Hepton C. E. L., Preston R. D., Ripley G. W., 1955. Electron microscopic on the structure of the sieve area in Cucurbita. *Nature*, 176, 868-870.

Hepton C. E. L., Preston R. D., 1960. Electron microscopic observations of the structure of sieve connexions in the phloem of Angiosperms and Gymnoperms. *J. Exper. Bot.*, **11**, 381-394.

Hill A. W., 1901. The histology of the sieve tubes of Pinus. *Ann. Bot.*, **15**, 575.

Hill A. W., 1908. The histology of the sieve tubes of Angiosperms. *Ann. Bot.*, **22**, 245-290.

Honda K., Oda Y., 1961. Respiration and carbohydrate metabolism in the Potato tuber. *Agr. Biol. Chem.*, **25**, 24-29.

Houdaille F., Guillon J. M., 1895. Contribution à l'étude des pleurs de la vigne. *Rev. Vit.*, **67**, 305-308 ; **69**, 362-364 ; **71**, 408-415 ; **73**, 457-461.

Housley S., Taylor W. C., 1958. Studies on plant-growth hormones. VI. The nature of inhibitor β in potato. *J. Exper. Bot.*, **9**, 458-471.

Howard W. L., 1906. Untersuchung über die Winterruheperiode der Pflanzen. Thèse, Halle. *In* Chouard, 1951.

Howard W. L., 1910. An experimental study of the rest period of plants. The winter rest. First report. *Mo. Agr. Exp. St. Res. Bull.*, **1**, 1-105. *In* Chouard, 1951.

Howard W. L., 1915. An experimental study of the restperiod in plants. Pot-grown woody plants. Third report. *Mo. Agr. St. Res. Bull.*, **16**. *In* Doorenbos, 1953.

Howard W. L., 1917. An experimental study of the rest period in plants. Pot-grown woody plants. Fifth report. *Mo. Agr. Exp. St. Res. Bull.*, **21**. *In* Doorenbos, 1953.

Huglin P., 1958. Recherches sur les bourgeons de la vigne : initiation florale et développement végétatif. Thèse, Strasbourg.

Huglin P., Julliard B., 1959. Action de l'hydrazide maléique sur la vigne. *Vitis*, **2**, 65-70.

Jacquiot C., 1951. Sur les facteurs déterminant la reprise de l'activité du cambium chez diverses essences forestières. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **232**, 2350-2352.

James W. O., 1953. The use of respiratory inhibitors. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **4**, 59-90.

Jesenko F., 1911. Einige neue Verfahren, die Ruheperiode der Holzgewächse abzukürzen. *Ber. D. Bot. Ges ellsch.*, **29**, 81-93. *In* Chouard, 1951.

Jesenko F., 1912. Einige neue Verfahren, die Ruheperiode der Holzgewächse abzukürzen. *Ber. D. Bot. Ges. ellsch.*, **30**, 81-93. *In* Chouard, 1951.

Johannsen W., 1896. Aether und Chloroformnarkose und deren Nachwirkung. *Bot. Centralbl.*, **68**, 337-338. *In* Doorenbos, 1953.

Jolivet E., 1959. Variation des acides citrique, malique, succinique, fumarique dans le tubercule de pomme de terre sous l'influence du traitement à la « rindite ». *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **249**, 2826-2827.

Kamiya N., 1959. Protoplasmic streaming. *IX Cong. Int. Bot. Montréal*, **2**, 184.

Kamiya N., 1960. Physics and chemistry of protoplasmic streaming. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **11**, 323-340.

Kassem M., 1944. The seasonal variation of hormones in pear buds in relation to dormancy Thèse, Univ. Calif., Berkeley.

Kawase M., 1961. Growth substances related to dormancy in Betula. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **78**, 532-544.

Klebs G., 1911. Uber die Rhytmic in der Entwicklung der Pflanzen. *Sitzungber.* d. *Heidelb. Akad. d. Wiss., Math-Nat. Kl.*, **23**, 1-84. *In* Chouard, 1951.

Koncalova M. N., 1962 a. The effect of Carbon dioxide on the chondriom of some species of higher plants. *Biol. Plantarum*, **4**, 154-159.

Koncalova M. N., 1962 b. The effect of Carbon dioxide on the cellular structures of wheat, barley and onion. *Biol. Plantarum*, **4**, 170-175.

Kondo I. N., 1955. Les conditions de la dormance des bourgeons de la Vigne (en russe). *Dokl. Akad. Nauk. SSSR.*, **102**, 633-636.

Krasnosselskaya T. A., Richter A. A., 1942. Transport of break of winter dormancy of buds along branches of woody plants (en russe). *C. R. Acad. Sci. U. R. S. S.*, **35**, 184-186. *In* Chouard, 1951.

Kursanow A. L., 1956. Recent advances in plant physiology in the U. S. S. R. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **7**, 401-436.

Lecomte H., 1888 a. Contribution à l'étude du liber des Angiospermes. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, **10**, 193-324.

Lecomte H., 1888 b. Note sur le développement des parois criblées dans le liber des Angiospermes. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **35**, 405-407.

Lemoine E., 1903. On the use of ether and chloroforme for the forcing of shrubs, and of lilacs in particular. *J. Roy. Hort. Soc.*, **28**, 45-59. *In* Doorenbos, 1953.

Libbert F., 1961. La dormance des bourgeons et ses relations avec l'inhibition corrélative. *Bull. Soc. Fr. Physiol. Végét.*, **7**, 55-73.

Loewy A. G., 1950. Protoplasmic streaming under anaerobic conditions in a myxomycete *J. Cell. Comp. Physiol.*, **35**, 151-153.

Mc Dermott J. J., 1941. Changes in chemical composition of twigs and buds of yellow poplar during the dormant period. *Plant Physiol.*, **16**, 415-418.

Magoon C. A., Dix I. W., 1943. Observations on the reponse of grape vines to winter temperatures as related to their dormancy requirements. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **42**, 407-412.

Malan P. F., 1939. An investigation of relation of growth-promoting substances to the rest period of fruit-trees. Thesis. Univ. Calif., Berkeley.

Mangin L., 1890. Sur la callose, nouvelle substance fondamentale existant dans la membrane. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **59**, 644-647.

Mangin L., 1892. Observations sur la présence de la callose chez les Phanérogames. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **39**, 260-267.

Mangin L., 1910. Nouvelles observations sur la callose. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **151**, 279-283.

Marcellin P., 1960. La conservation des fruits à des températures voisines de la température ordinaire au moyen d'emballage de matière plastique. *Rev. gén. Froid*, **37**, 415-423.

Marinos N. G., Hemberg T., 1960. Observations on a possible mechanism of action of the inhibitor β complex. *Plant Physiol.*, **13**, 571-582.

Marré E., 1961. Phosphorylation in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **12**, 195-219.

Marsh P. B., Goddard D. R., 1939. Respiration and fermentation in the carrot *Daucus carota*. II Fermentation and the Pasteur effect. *Amer. J. Bot.*, **26**, 767-772.

Mather K., 1951. Statistical analysis in biology. 267 p., 4e éd., Methuen and Co, Londres.

Maumené A., 1903. L'anesthésie des végétaux et ses conséquences pratiques dans l'industrie du forçage. *Rev. Sci.*, 20, 353-363. *In* Chouard, 1951.

Meeuse A. D. J., 1951. *Bot. Rev.*, 7, 249-262. *In* Samish, 1954.

Miller L. P., Guthrie D., Denny F. E., 1936. Induced changes in respiration rates and time relations in the changes in internal factors. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, *8*, 41-61.

Mitchell J. W., Cullinan F. P., 1942. Effects of growth regulating chemicals on the opening of vegetative and floral buds of peach and pear. *Plant Physiol.*, **17**, 16-26.

Modlibowska I., 1960. Breaking the rest period in black currants with gibberellic acid and low temperature. *Ann. Appl. Biol.*, **48**, 811-816.

Molisch H., 1908. Uber ein einfaches Verfahren Pflanzen zu treiben (Warmbadmethode). *Sitzb. K. Aka . Wiss. Wien*, **117**, 87-116. *In* Chouard, 1951.

Molisch H., 1912. Das Treiben von Pflanzen mittels Radium. *Sitzb. K. Akad. Wiss. Wien*, **121**, 121-138. *In* Chouard, 1951.

Molisch H., 1914. Das Radium, ein mittel zum Treiben der Pflanzen. *Naturwiss.*, **2**, 104-106, *In.* Chouard, 1951.

Morel G., 1948. Recherches sur la culture associée de parasites obligatoires et de tissus végétaux. Thèse, Paris.

Muller-Thurgau H., 1885. Beiträge zur Erklärung der Ruheperioden der Pflanzen. *Landw. Jahrb.*, **14**, 851-907. *In* Chouard, 1951.

Muller-Stoll W. R., Lerch P., 1957 a. Uber Nachweis, Entstehung und Eigenschaften der Kallosebildungen in Pollenschlaüchen. *Flora*, 144, 297-334.

Muller-Stoll W. R., Lerch G., 1957 b. Über den physiologischen Charakter der Kallosebildung in Siebröhren und Pollenschlaüchen und die Beziehungen zu den Zellvorgängen. *Biol. Zentralblatt*, **76**.

Nevins R. B., Hemphill D. D., 1956. Auxin in the flower buds of the peach. *Plant Physiol.* 31. Suppl.

Niethammer A., 1926. Zur Frage des Lichttreibens. *Biochem. Zeitschr.*, **177**, 418-433. *In* Doorenbos, 1953.

Nigond J., 1957. L'action de la température sur le développement et la croissance de la Vigne à Montpellier. 20 p. St. Bioclim. Agr., Montpellier.

Nigond J., 1960. Le retard au débourrement de la vigne par un traitement à l'acide α-naphtalène acétique et la lutte contre les gelées. *C. R. Acad. Agr.*, **46**, 452-457.

NIGOND J., 1961 a. Contribution à l'étude de la dormance dans la vigne sous le climat du Languedoc. Thèse 3e cycle, Paris.

NIGOND J., 1961 b. Etude de la dormance de la vigne sous le climat du Languedoc. *Bull. Soc. Fr. Physiol. Végét.*, **7**, 78-81.

NITSCH J. P., 1957 a. Growth responses of woody plants to photoperiodic stimuli. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **70**, 512-525.

NITSCH J. P., 1957 b. Photoperiodism in woody plants. *Proc. Amer. Soc. Hort Sci.*, **70**, 526-544.

OBERLE G. D., PEARCE G. W., CHAPMAN P. J. AVENS A. W., 1944. Some physiological responses of deciduous fruit trees to Petroleum oil Spray. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **45**, 119-130.

OLMSTED C. E., 1951. Experiments on photoperiodism, dormancy, leaf age and abscission in sugar maple. *Bot. Gaz.*, **112**, 365-393.

OLSON R. A., DUBUY H. E., 1940. Factors influencing the protoplasmic streaming in the oat coleoptile. *Amer. J. Bot.*, **27**, 392-401.

OVERCASH J. P., CAMPBELL J. A.,1955. The effects of intermittent warm and cold periods on breaking the rest period of Peach buds. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **66**, 87-92.

OVERCASH J. P., 1959. Prolonged dormancy of Pear varieties following mild winters in Mississippi. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **73**, 91-98.

PHILIPS J. W., 1947. Studies on fermentation in Rice and Barley. *Amer. J. Bot.*, **34**, 62-72.

PHILLIPS I. D. J., WAREING P. F., 1958. Studies in dormancy of Sycamore. I. Seasonal changes in the growth-substances content of the shoot. *J. Exper. Bot.*, **9**, 350-364.

PHILLIPS I. D. J., WAREING P. F., 1959. Studies in dormancy of Sycamore. II. The effect of daylength on the natural growth-inhibitor content of the shoot. *J. Exper. Bot.*, **10**, 104-114.

PHILLIPS I. D. J., 1962. Some interactions of gibberellic acid with Naringenin (5,7,4'-trihydroxy flavanone) in the control of dormancy and growth in plants. *J. Exper. Bot.*, **38**, 213-226.

POLLOCK B. M., 1953. The respiration of Acer buds in relation to the inception and termination of the winter rest. *Plant Physiol.*, **6**, 47-64.

POLLOCK B. M., 1960. Studies of rest period. III. Respiratory changes in leaf primordia of maple buds during chilling. *Plant Physiol.*, **35**., 975-977.

POUGET R., RIVES M., 1958. Action de la Rindite sur la dormance de la Vigne. (*Vitis vinifera* L.). *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **246**, 3664-3666.

POUGET R., 1960. Détermination des phases de la dormance des bourgeons latents de la Vigne. (*Vitis vinifera* L.) au cours du cycle végétatif. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **251**, 1412-1414.

POUGET R., 1961 a. Observations sur la structure des dépôts de callose sur les aires criblées du phloème de la Vigne pendant la dormance. *Proc. Verb. Soc. Sci. Phys. Nat. Bordeaux*, 39-47.

POUGET R., 1961 b. Action de conditions d'anaérobiose sur la levée de dormance des bourgeons latents de la Vigne (*Vitis vinifera L.*) *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **252**, 2594-2596.

POUGET R., 1961 c. Nouvelles observations sur les phases de la dormance des bourgeons latents de la Vigne. *Bull. Soc. Fr. Physiol. Végét.*, **7**, 77-78.

POUGET R., 1961 d. Influence de la température sur l'intensité respiratoire des bourgeons de Vigne pendant la période de dormance. *Proc. Verb. Soc. Sci. Phy. Nat. Bordeaux*, 26-35.

POUGET R., 1962. Modifications du métabolisme respiratoire par la Rindite, agent de levée de dormance des bourgeons de la Vigne (*Vitis vinifera L.*). *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **254**, 1861-1863.

PRIESTLEY J. H., 1930. Studies in the physiology of cambial activity. *New Phytol.* **29**, 316-354.

RIVALS P., 1957. Notes sur la biologie de la vigne cultivée. Sa biogéographie en Russie et sur le continent asiatique. *C. R. Soc. Biogéo. Toulouse*, **295**, 25-31, **299**, 133-120.

Rives M., Pouget R., 1959. Action de la gibbérelline sur la dormance de la vigne (*Vitis vinifera* L.). *C. R. Acad. Sci. Fr.* **248**, 3600-3602.

Rowan K. J., Seaman D. E., Turner J. J., 1956. Phosphorylation as a possible factor in the Pasteur effect in plants. *Nature*, **177**, 333-334.

Salmon J., 1946. Différenciation des tubes criblés chez les Angiospermes. Recherches cytologiques. Thèse, Paris.

Samish R. M., 1945. The use of dinitrocresol-mineral oil sprays for the control of prolonged rest in apple orchards. *J. Pomol.*, **21**, 164-179.

Samish R. M., 1954. Dormancy in woody plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **5**, 183-204.

Samish R. M., 1960. Rest in buds of woody plants. *Agric. Res. Stat. Rehovot*, 202-209.

Spanner D. C., 1958. The translocation of sugar in sieve tubes. *J. Exper. Bot.*, **9**, 332-342.

Spiegel P., 1954. Factors affecting the rooting of grape vine cuttings. Doctoral Thesis, Hebrew Univ., Rehovot, Israël.

Stanton E. N., Denny F. E., 1929. Forcing dormant woody plants with chemicals vapors. Flor. Exch. 70, 11, 15, 36, *Boyce Thompson Inst. Prof. Paper* 10. *In* Doorenbos, 1953.

Steward F. C., Caplin S. M., 1952. Investigations on the growth and metabolism of plant cells. III. Evidence for growth-inhibitors in certain mature tissues. *Ann. Bot.*, **16**, 477-489.

Swarbrick T., 1927. *J. Pomol. Hort. Sci.*, **6**, 29-46. *In* Samish, 1954.

Thimann K. V., Kaufman D., 1957. Cytoplasmic streaming in the cambium of white Pine. *In* : *Physiology of Forest Trees*, 479-492, The Ronald Press Co, New-York.

Thomas M., 1925. The controlling influence of Carbon dioxide. V.A quantitative study of the production of ethyl alcohol and acetaldehyde by cells of the higher plants in relation to concentration of oxygen and carbon dioxide. *Biochem. J.*, **29**, 927-947.

Thomas M., 1960. Plant physiology, 692 p., 4e éd., J. and A. Churchill Ltd, London.

Thornton N. C., 1939. Oxygen regulates the dormancy of the potato. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **10**, 339-361.

Thornton N. C., 1944. Dormancy bud growth and apical dominance regulated by oxygen in freshly harvested potato tubers. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **13**, 361-366.

Thorup S., 1957. Breaking dormancy of beech. *Physiol. Plantarum*, **10**, 728-731.

Tukey H. B., Hamner C. L., 1949. Form and composition of cherry fruits (*Prunus avium* and *P. cerasus*) following applications of 2-4 dichlorophenoxyacétic acid and naphtalene acetic acid. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **54**, 95-101.

Tupy J., 1959. Callose formation in pollen tubes and incompatibility. *Biol. Plantarum*, **1**, 192-198.

Tupy J., 1960. Sugar absorption, Callose formation and the growth rate of pollen tubes. *Biol. Plantarum*, **2**, 169-180.

Turner J. S., 1951. Respiration. The Pasteur effect in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 2, 145-168.

Ulrich R., 1951. Atmosphère interne et métabolisme de quelques fruits, au cours de la maturation et de la sénescence. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **98**, 133-136.

Ulrich R., Thaler O., 1952. Mesure du gaz carbonique total des tissus des fruits. Application à un cas particulier. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **235**, 1417-1419.

Ulrich R., Marcellin P., 1955. Voies et modalités des échanges de CO_2 et de O_2 des fruits avec l'atmosphère ambiante. *J. Rech. C. N. R. S.*, **6**, 241-251.

Umbreit W. W., Burris R. H. Stauffer J. F., 1959. Manometric techniques, 338 p., 3e éd., Burgess Publishing Co, Minneapolis.

Van Der Veen R., 1951. Influence of daylength on the dormancy of some species of the genus Populus. *Physiol. Plantarum*, **4**, 35-40.

Varga M. B., Ferenczy L., 1956. Effect of Rindite on the development of the growth substances in potato tubers. *Nature*, **178**, 1075.

Varga M., Ferenczy L., 1957. Quantitative changes in growth-promoting and growth-inhibiting in rindite treated and untreated potato tubers. *Acta Bot. Acad. Hung.*, **3**, 111.

VEGIS H., 1932. Uber das Frühtreiben der Winterknospen von *Hydrocharis Morsus ranaeL.* durch hochtemperierte Wasserbäder. *Jahrb. f. Wiss. Bot.*, **75**, 726-770. *In* Chouard, 1951.

VIRGIN H. I., 1953. Physical properties of protoplasm. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **4**, 363-382.

VOLZ G., 1952. Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Porengrössen pflanzlicher Zellwände. *Mikroskopic*, **7**, 251.

WALKER D. R., DONOHO C. W., 1959. Further studies of the effect of gibberellic acid on breaking the rest period of young peach and apple trees. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **74**, 87-92.

WARD N. M., 1939. The rate of respiration in potato tubers at high temperatures in relation to treatment with ethylene chlorhydrin. *Proc. Amer. Soc. Hort Sci.*, **37**, 871-873.

WAREING P. F., 1949. Photoperiodism in woody species. *Forestry*, 22, 211-221.

WAREING P. F., 1954. Growth studies in woody species. VI. The locus of photoperiodic perception in relation to dormancy. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **7**, 261.

WAREING P. F., 1956. Photoperiodism in woody plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **7**, 191-214.

WAREING P. F., VILLIERS T. A., 1961. Growth substance and inhibitor changes in buds and seeds in response to chilling. *Plant Growth regulation*, 4 *th. Int. Conf.*, 95-107, Iowa St. Univ. Press.

WAXMAN S. The development of woody plants as affected by photoperiodic treatments. Thesis, Cornell Univ.

WEAVER R. J., 1959. Prolonging dormancy in *Vitis vinifera* with gibberellin. *Nature*, **183**, 1198-1199.

WEAVER R. J., MC CUNE S. B., COOMBE B. G., 1961. Effects of various chemicals and treatments on rest periold of grape buds. *Amer. J. Enol. Vitic.*, **12**, 131-142.

WEBER F., 1911. Uber die Abkürzung der Ruheperiode der Holzgewächse durch verletzung der Knospen Injektion derselben mit Wasser (Verletzungsmethode). *Sitz. K. Akad. Wiss. Wien, Math-Nat. Kl.*, **120**, 182-183. *In* Chouard, 1951.

WEBER F., 1916. Über ein neues Verfahren, Pfanzen zu Treiben : Acetylenmethode. *Sitz. K. Akad. Wiss. Wien, Math-Nat. Kl.*, **125**, 189-216. *In* Chouard, 1951.

WEBER F., 1918. Studien über Ruheperiode der Holzgewächse. *Sitz. K. Akad. Wiss. Wien, Math-Nat. Kl.*, **127**, 51-91. *In* Chouard, 1951.

WEBER F., 1922. Frühtreiben ruhender Pflanzen durch Röntgenstrahlen. *Biochem. Z,.* **128**, 495-507. *In* Chouard, 1951.

WEINBERGER J. H., 1939. Studies on the use of certain dinitrophenol compounds to break the period in peach trees. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **37**, 353-358.

WEINBERGER J. H., 1950. Chilling requirements of peach varieties. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **56**, 122-128.

WENT F. W., 1953. The effect of temperature on plant growth. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **4**, 347-362.

YARNELL S. H., 1940. Texas studies on the cold requirements of peaches. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **37**, 349-352.

ZIMMERMANN M. H., 1960. Transport in the phloem. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **11**, 167-190.

SUMMARY

Physiological studies on the rest period of grape vine : the dormancy of buds and the mechanism of its breaking

An analytical and descriptive study of the vegetative cycle of the latent buds of the Vine (*Vitis vinifera* var. *Merlot*) had enabled the recognition of six distinct phases : the pre-dormant, the onset of dormancy, the dormant, the end of dormancy, the post-dormant and the opening of the buds.

The end of dormancy which was a very important physiological phase lasted for a short period of at least 7 consecutive days, during which the average temperature did not rise above 10° C.

The end of dormancy occurred, under anaerobic conditions, after shorter periods when temperatures were higher. The action of temperature on the speed of the termination of dormancy operated in the nature of an exponential law between 1° and 40° C.

In an aerobic atmosphere the only conditions which would break dormancy were either low temperatures below a level between 5° and 10° C, or high temperatures between 60° C and a level situated between 40° and 50° C.

It was also shown that inducing intracellular fermentation within the tissues by immersion in water, by subjection to an atmosphere of nitrogen, by treatment with a respiration inhibitor such as potassium cyanide, dinitrophenol, sodium azide, or by treatment with Rindite, was sufficient to bring about the end of dormancy.

A study of the modifications in the exchanges occurring during respiration which were provoked by the physical and chemical agents employed to supress dormancy, revealed the presence of a fermentation which could be either aerobic or anaerobic, and permitted its intensity to be measured. The result was the proposal of a general hypothesis concerning the mechanism by which the dormancy breaking agents performed their action.

In an attempt to identify the correlation which existed between the latent dormant buds and the other parts of the shoot, the investigator had studied the morphological changes which took place in the callose deposits over the sieve plates and the variations in cambial activity which took place during the yearly vegetative cycle.

ZUSAMMENFASSUNG

Physiologische Untersuchungen auf der Ruhe des Weinstocks : die Ruhe der Knospen und der Mechanismus ihres Verschwinden

Das analytische und beschreibende Studium des vegetativen Zykluss der latenten Knospen der Rebe (Vitis vinifera var. Merlot) gestattete, sechs verschiedenen Phasen zu characterisieren : Phase vor dem Ruhe-Zustand, des Eintritts in den Ruhe-Zustand, des Ruhe-Zustandes, der Aufhebung des Ruhe-Zustandes, die Phase nach dem Ruhe-Zustand und die Phase vor dem Aufbrechen der Knospen. Die, in physiologischer Hinsicht, sehr wichtige Phase der Aufhebung des Ruhe-Zustandes verläuft sehr rasch ; sie dauert mindestens 7 aufeinanderfolgende Tage, währenddessen die durchschnittliche Temperatur nicht höher als 10° C beträgt.

Unter anaeroben Bedingungen wird die Aufhebung des Ruhe-Zustandes nach einer Zeitdauer erlangt, die um so kürzer ist als die Temperatur höher liegt. Das Wirkungsgesetz der Temperatur auf die Schnelligkeit der Aufhebung des Ruhe-Zustandes hat einen exponentialen Verlauf zwischen 1° C und 40° C.

Unter aeroben Bedingungen, ist die Aufhebung des Ruhe-Zustandes allein, sei es durch niedrige Temperaturen unter einem zwischen 5 und 10° C gelegenem Grenzwert, oder durch hohe Temperaturen zwischen 60° C und einem zwischen 40 und 50° C gelegenem Grenzwert, möglich.

Es wurde bewiesen, dass die Induktion einer Gärung in dem Intrazellengewebe nach einem Eintauchen ins Wasser, einem Einbringen in eine Stickstoffatmosphäre, einer Behandlung mit einem Atmungsverhinderungsmittel (Kaliumzyanür, Dinitrophenol, N_3, Na), oder einer Behandlung mittels « Rindite », eine ausreichende Bedingung darstellt, um die Aufhebung des Ruhe-Zustandes hervorzurufen.

Das Studium der durch die physischen-und chemischen-Mittel zur Aufhebung des Ruhezustandes erfolgten Veränderungen des Atmungsaustausches hat erlaubt, das Vorhandensein einer aeroben oder anaeroben Gärung festzustellen und deren Intensität zu messen. Als Ergebnis dieser Forschungen, wurde eine allgemeine Hypothese für den Wirkungsmechanismus der Mittel zur Aufhebung des Ruhezustandes vorgeschlagen.

Mit dem Ziel, das Vorhandensein von gegenseitigen Beziehungen zwischen den latenten Knospen im Ruhezustand und dem übrigen Teil des Setzlings oder Pflanze festzustellen, wurden, die morphologischen Veränderungen der Kallus-Ablagerungen der Siebröhren, und die Abweichungen der Cambiumstätigkeit während des jährlichen vegetativen Zykluss erforscht.

Imprimé en France. — IMPRIMERIE JOUVE, 15, rue Racine, PARIS (6e). — 7-1963

2

ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES

VOLUME 13 1963 N° HORS SÉRIE II

S. A. R. V.
27 JAN 1964
DOCUMENTATION

DESCRIPTION DE QUELQUES VARIÉTÉS DE FRAISIERS

par Georgette RISSER

Station d'Amélioration des Plantes maraîchères,
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Est, Montfavet (Vaucluse)

Complément de la publication :

Variétés de fraisiers non remontantes inscrites au Catalogue des espèces et variétés. Leur détermination et leur description

par J.-O. BROSSIER

(Ann. Amélior. Plantes, 1962, vol. 12, n° hors série)

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, Paris 7e.

ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES

VOLUME 13 1963 N° HORS SÉRIE II

DESCRIPTION DE QUELQUES VARIÉTÉS DE FRAISIERS

par Georgette RISSER

Station d'Amélioration des Plantes maraîchères,
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Est, Montfavet (Vaucluse)

Complément de la publication :

Variétés de fraisiers non remontantes inscrites au Catalogue des espèces et variétés. Leur détermination et leur description

par J.-O. BROSSIER

(Ann. Amélior. Plantes, 1962, vol. 12, n° hors série)

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, Paris 7e.

DESCRIPTION DE QUELQUES VARIÉTÉS DE FRAISIERS

Georgette RISSER

avec la collaboration technique de Juliette VAILLEN

Station d'Amélioration des Plantes maraîchères, Montfavet (Vaucluse)
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Est,

En 1962, J. O. BROSSIER (1) publiait dans un numéro hors série des Annales de l'Amélioration des Plantes, la description détaillée de 53 variétés de fraisiers ainsi que les tableaux de détermination correspondant.

Toutes les variétés de fraisiers inscrites en 1962 au Catalogue officiel des Espèces et Variétés n'ont pu être décrites dans cette monographie ; de plus, chaque année, de nouvelles variétés s'ajoutent à celles déjà inscrites ; il a donc paru nécessaire de continuer le travail entrepris par J. O. BROSSIER et de publier, chaque année, les descriptions des variétés au fur et à mesures de leur achèvement. Par contre, la mise à jour des tableaux de détermination établis par J. O. BROSSIER ne pourra être réalisée dans ces additifs annuels.

Les fiches descriptives qui suivent complètent donc le travail de J. O. BROSSIER et il est nécessaire de se reporter à cet ouvrage pour la définition des caractères descriptifs utilisés.

(1) J. O. BROSSIER — Variétés de fraisiers non remontantes inscrites au catalogue des espèces et variétés. Leur détermination et leur description. Annales de l'Amélioration des Plantes, numéro hors série, Vol. 12, 1962.

LISTE ALPHABÉTIQUE DES VARIÉTÉS DÉCRITES

Abondance 7
Appelever 9
Calebasse 11
Cambridge early pine 13
Inépuisable 15
Libération d'Orléans 17
Major 19
Marie-France 21
Perle-Rose 23
Saint-Claude 25
Saint-Fiacre 27
Saint-Jean 29
Sans-Rivale 31
Sanvir 33
Triomphe de Tihange 35
Triomphe de Tihange (fausse) 37

ABONDANCE

Synonyme :
Obtenteur : L. GAUTHIER, Caen (Calvados) France.
Origine : Croisement : Constante Féconde × Louis Gauthier (1905).

CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES

Époque de floraison : première floraison : légèrement postérieure à celle de Surprise des Halles.
Époque de maturité : première production : entre celle de Surprise des Halles et celle de Madame Moutôt.
Émission des stolons : moyennement précoce, moyennement abondante.
Caractères particuliers :
médiocre remontée ;
peu sensible à l'Oïdium ;
assez sensible à la chlorose.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DU FEUILLAGE ET DES HAMPES FLORALES

ASPECT GÉNÉRAL DE LA PLANTE : port étalé, plante peu touffue.

CARACTÈRES DE LA FEUILLE :

Pétiole :

Importance de la pilosité : moyenne.
Position des poils : horizontaux.

Limbe :

Couleur : vert clair à vert moyen.
Brillant : moyennement brillant.
Rapport longueur/largeur : plus long que large (1,10 à 1,25).
Angle de la base : 90° à 110°.
Forme de la base : intermédiaire.
Pilosité de la face supérieure : abondante.
Forme générale de la foliole : plane ou légèrement en gouttière.

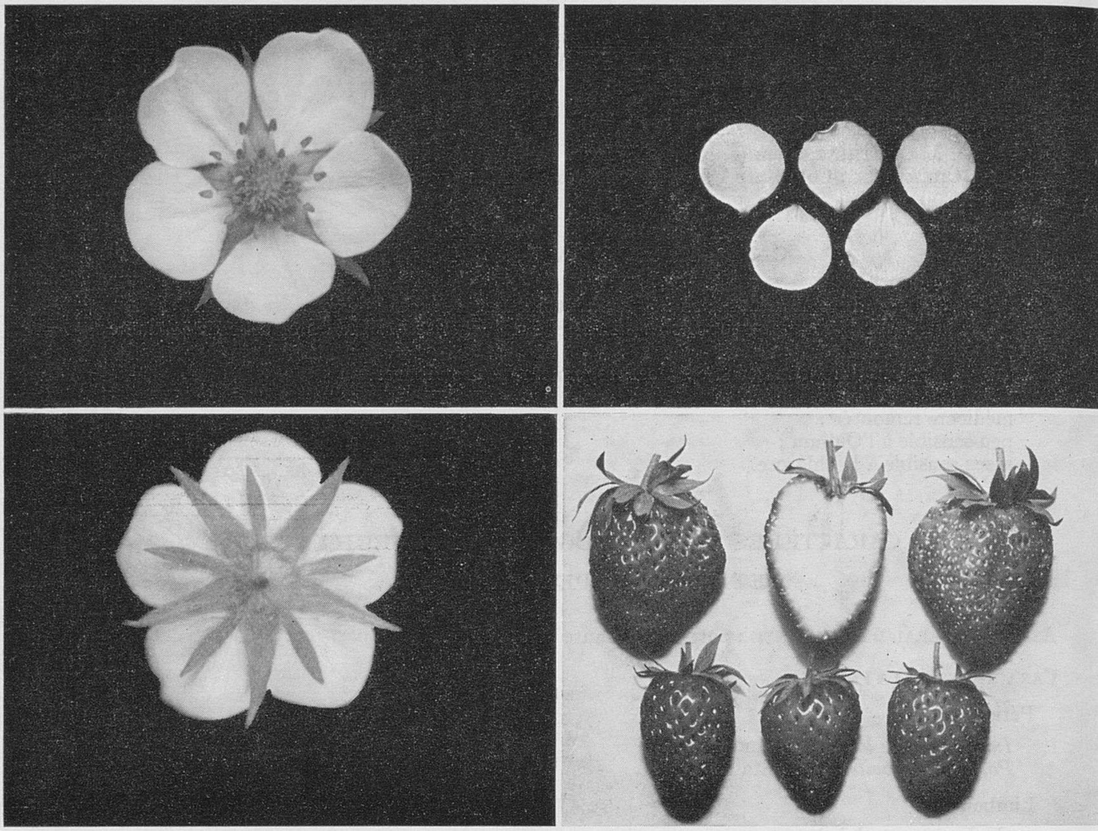
Caractères particuliers :
dents des folioles profondes et aiguës.

CARACTÈRES DES STOLONS :

Couleur : vert à l'ombre, rouge à l'insolation.

CARACTÈRES DE LA FLEUR :

Étamines : présentes.
Nombre de pétales des fleurs ainées : 5 (7-8) 10.
Nombre de pétales des fleurs cadettes : (5), 8.
Rapport longueur/largeur des pétales : aussi long que large.
Angle de base du pétale : obtus.
Grandeur respective des pièces florales : s ⩽ S ⩽ P.
Position des poils sur le pédoncule : appliqués.
Position des fleurs par rapport au feuillage : au niveau ou au-dessus du feuillage.
Caractères particuliers :
sépalules beaucoup plus fins que les sépales ;
longs pédoncules floraux ;
pilosité des pédoncules faible.



CARACTÈRES DU FRUIT

Grosseur : moyenne, peu régulière.
Forme générale : fruits aînés différents des fruits cadets.
Cadets : réguliers, coniques ou cordiformes à sommet arrondi ou pointu, et à base légèrement arrondie; légèrement allongés, souvent légèrement méplats.
Aînés : irréguliers, souvent méplats à base plane et sommet en crête ; généralement divisés par un ou plusieurs sillons ; souvent plus larges que hauts.
Couleur externe : rouge clair.
Couleur de la chair : blanche ou très légèrement rosée.
Couleur de la mèche : blanche.
Position des akènes : affleurants.
Position des sépales : calice et calicule tangents ou légèrement redressés.
Zone sans akènes : nulle.
Brillant du fruit : moyennement brillant.
Qualité de la chair : chair molle, parfois filandreuse, peu parfumée, peu sucrée, moyennement acide ; la mèche peut devenir dure et désagréable.
Résistance au transport : mauvaise.
Caractères particuliers :
les akènes sont souvent plus sombres que le fruit.

IMPORTANCE — INTÉRÊT

Vieille variété remontante à fruits peu attractifs et de médiocre qualité.

APPELEVER

Synonyme :
Obtenteur : P. GERHARD ARNOLD, à Trabühn über Luchow, Allemagne.
Origine :

CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES

Époque de floraison : première floraison : légèrement postérieure à celle de Surprise des Halles.
Époque de maturité : première production : entre celle de Surprise des Halles et celle de Madame Moutôt.
Émission des stolons : précoce et abondante.
Caractères particuliers
excellente remontée ;
sensible au Mycosphaerella fragariae.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DU FEUILLAGE ET DES HAMPES FLORALES

ASPECT GÉNÉRAL DE LA PLANTE : port étalé, plante moy ennement touffue.

CARACTÈRES DE LA FEUILLE :

Pétiole

Importance de la pilosité : moyenne.
Position des poils : horizontaux.

Limbe :

Couleur : vert moyen à vert clair.
Brillant : peu à moyennement brillant.
Rapport longueur/largeur : beaucoup plus long que large (1,25 à 1,35).
Angle de la base : 80° à 100°.
Forme de la base : en V.
Pilosité de la face supérieure : faible à moyenne.
Forme générale de la foliole : très légère gouttière.

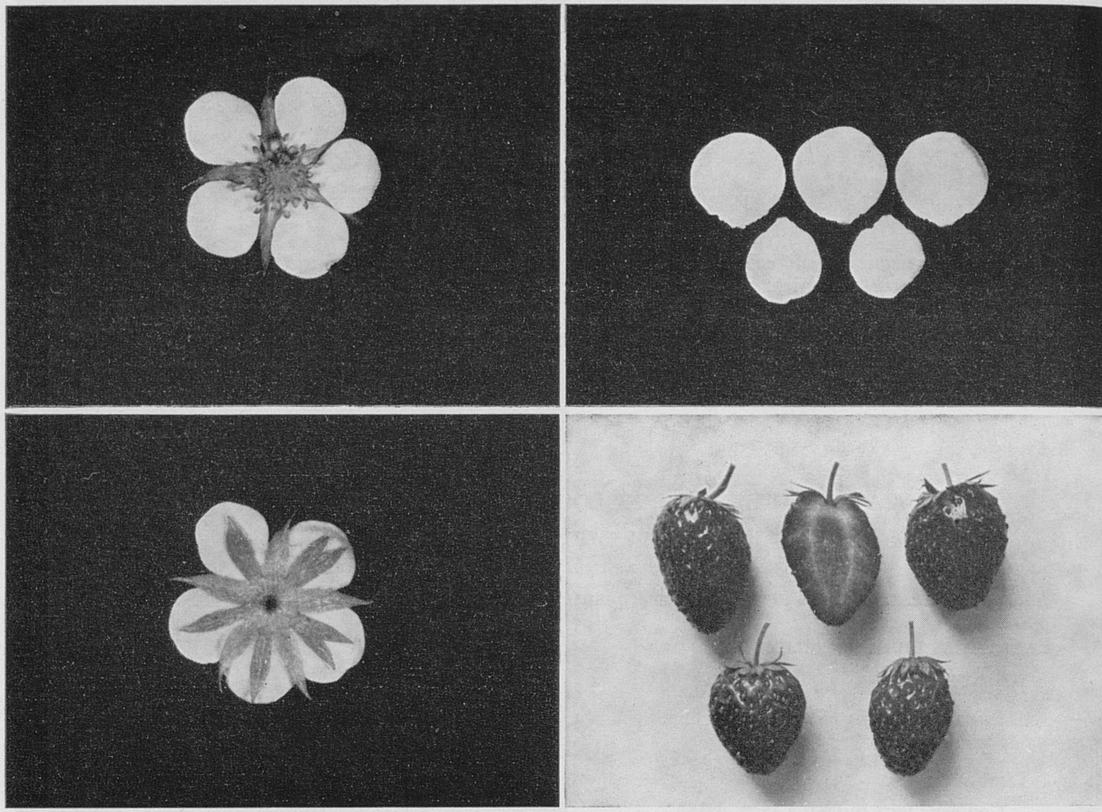
Caractères particuliers :

CARACTÈRES DES STOLONS :

Couleur : vert à l'ombre, rouge à l'insolation.

CARACTÈRES DE LA FLEUR :

Étamines : présentes.
Nombre de pétales des fleurs aînées : 5 (7) 9.
Nombre de pétales des fleurs cadettes : 5, 6.
Rapport longueur/largeur des pétales : aussi long ou légèrement plus long que large.
Angle de base du pétale : droit.
Grandeur respective des pièces florales : $s \leqslant S \leqslant P$ parfois $S > P$.
Position des poils sur le pédoncule : appliqués.
Position des fleurs par rapport au feuillage : au niveau ou au-dessus du feuillage.
Caractères particuliers :
sépalules souvent bifurqués ou dédoublés ;
pétales souvent distants les uns des autres ;
hampes longues, pédoncules courts.



CARACTÈRES DU FRUIT

Grosseur : moyenne à faible, assez homogène.
Forme générale : fruits aînés peu différents des fruits cadets.
Cadets : réguliers, coniques à base plane et sommet arrondi, allongés, parfois un peu méplats.
Aînés : un peu plus irréguliers que les cadets.
Couleur externe : rouge vif à rouge sombre, homogène.
Couleur de la chair : rouge vif avec souvent un large liseré blanc autour de la mèche.
Couleur de la mèche : rouge vif.
Position des akènes : affleurants ou légèrement enfoncés.
Position des sépales : appliqués à tangents.
Zone sans akènes : nulle.
Brillant du fruit : très brillant.
Qualité de la chair : chair moyennement ferme, juteuse, parfumée, sucrée, légèrement acide.
Résistance au transport : médiocre.
Caractères particuliers :
pédoncule et calice se détachent très facilement du fruit, sans entraîner la mèche.

IMPORTANCE — INTÉRÊT

Variété remontante, productive, à fruits attractifs d'excellente qualité, mais de résistance au transport insuffisante.

CALEBASSE

Synonyme :
Obtenteur :
Origine :

CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES

Époque de floraison : entre celle de Surprise des Halles et celle de Madame Moutôt.
Époque de maturité : entre celle de Surprise des Halles et celle de Madame Moutôt.
Émission des stolons : précoce, très abondante.
Caractères particuliers :
production très groupée.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DU FEUILLAGE ET DES HAMPES FLORALES

ASPECT GÉNÉRAL DE LA PLANTE : port dressé, plante moyennement touffue, très vigoureuse.

CARACTÈRES DE LA FEUILLE :

Pétiole

Importance de la pilosité : forte.
Position des poils : horizontaux.

Limbe :

Couleur : vert sombre à vert moyen.
Brillant : très brillant.
Rapport longueur/largeur : plus long que large (1,15 à 1,30).
Angle de la base : 80° à 110°.
Forme de la base : intermédiaire.
Pilosité de la face supérieure : très abondante.
Forme générale de la foliole : plane.

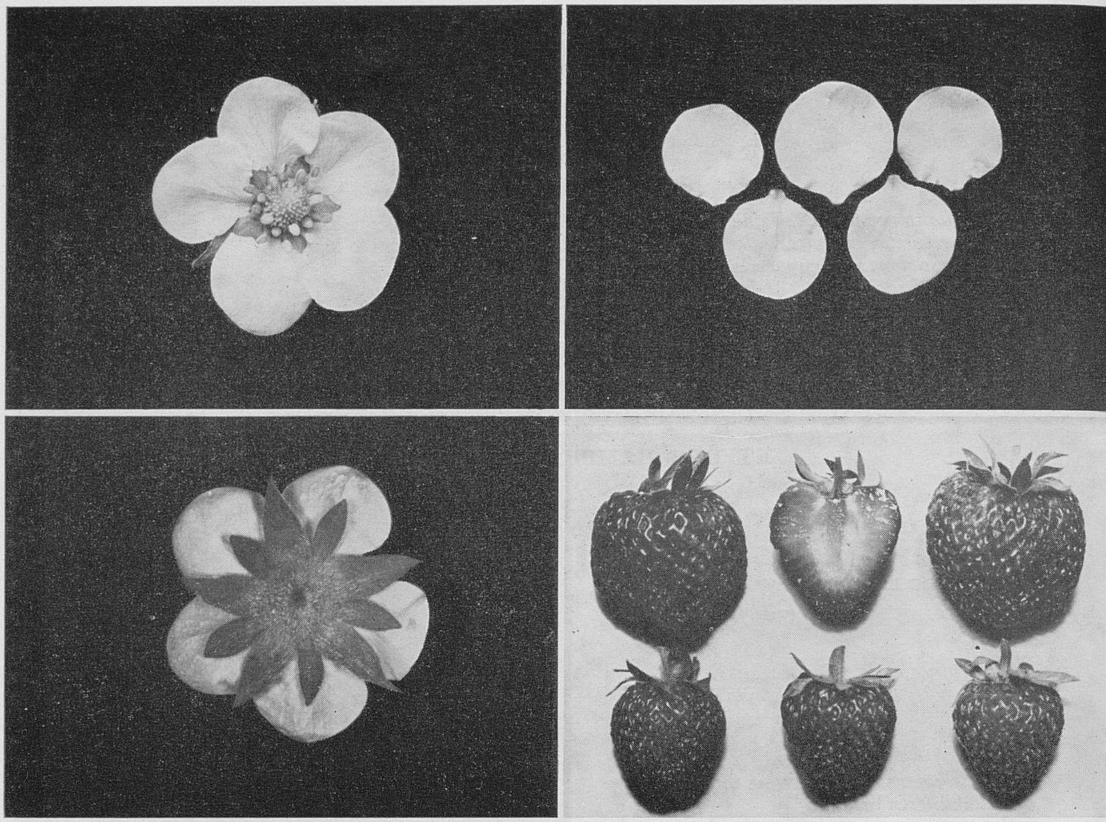
Caractères particuliers :

CARACTÈRES DES STOLONS :

Couleur : vert à l'ombre, rose à l'insolation.

CARACTÈRES DE LA FLEUR :

Étamines : présentes.
Nombre de pétales des fleurs aînées : 5 (7) 9.
Nombre de pétales des fleurs cadettes : (5) 6.
Rapport longueur/largeur des pétales : aussi long que large.
Angle de base du pétale : obtus.
Grandeur respective des pièces florales : s < < S < < P.
Position des poils sur le pédoncule : perpendiculaires ou intermédiaires.
Position des fleurs par rapport au feuillage : sous le feuillage.
Caractères particuliers :
sépales et sépalules souvent très larges ;
grandes fleurs ;
pétales se chevauchant souvent ;
hampes et pédoncules floraux très pileux.



CARACTÈRES DU FRUIT

Grosseur : moyenne à forte, régulière.
Forme générale : fruits aînés et cadets de forme identique.
Cadets : très réguliers, coniques à cordiformes, à sommet arrondi et base plane, aussi hauts que larges.
Aînés : semblables aux cadets ; quelquefois sommet en légère crête.
Couleur externe : rouge sang.
Couleur de la chair : rouge vif.
Couleur de la mèche : rouge vif.
Position des akènes : enfoncés.
Position des sépales : calice tangent, calicule redressé.
Zone sans akènes : nulle ou faible.
Brillant du fruit : brillant.
Qualité de la chair : chair très ferme, peu juteuse, moyennement parfumée, assez acide ; la mèche peut devenir dure.
Résistance au transport : très bonne.
Caractères particuliers :
les fruits se conservent bien sur la plante.

IMPORTANCE — INTÉRÊT

Variété peu productive en culture annuelle.
Les fruits se conservent très bien mais la texture de la chair est désagréable.

CAMBRIDGE EARLY PINE

Synonyme : Cambridge 448 :
Obtenteur : Station de Recherches horticoles de l'Université de Cambridge. Grande-Bretagne.
Origine : Croisements entre Fragaria chiloensis et la variété Blakemore — (1947).

CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES

Époque de floraison : entre celle de Surprise des Halles et celle de Madame Moutôt.
Époque de maturité : légèrement antérieure à celle de Madame Moutôt.
Émission des stolons : précoce, abondante.
Caractères particuliers :
fruits très sensibles à l'Oïdium ;
fruits sensibles au Botrytis.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DU FEUILLAGE ET DES HAMPES FLORALES

Aspect général de la plante : port moyen, plante peu touffue.

Caractères de la feuille :

Pétiole
Importance de la pilosité : moyenne.
Position des poils : horizontaux, parfois légèrement abaissés.

Limbe :
Couleur : vert clair à vert moyen.
Brillant : moyennement brillant.
Rapport longueur/largeur : plus long que large (1,15 à 1,30).
Angle de la base : 70° (90°) 100°.
Forme de la base : en V.
Pilosité de la face supérieure : faible à moyenne.
Forme générale de la foliole : plane ou légèrement en gouttière.

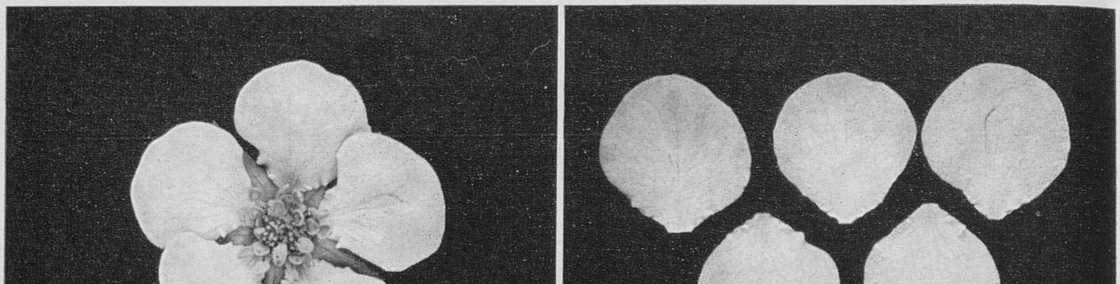
Caractères particuliers :
dents des feuilles adultes arrondies.

Caractères des stolons :

Couleur : vert à l'ombre, brun rosé à l'insolation.

Caractères de la fleur :

Étamines : présentes.
Nombre de pétales des fleurs aînées : 5 (7-8) 9.
Nombre de pétales des fleurs cadettes : (5) 6.
Rapport longueur/largeur des pétales : aussi long que large.
Angle de base du pétale : obtus ou droit.
Grandeur respective des pièces florales : s $\leqslant$ S $\leqslant$ P.
Position des poils sur le pédoncule : appliqués à intermédiaire.
Position des fleurs par rapport au feuillage : sous ou au niveau du feuillage.
Caractères particuliers :
fleurs en coupe ;
étamines souvent avortées chez les premières fleurs épanouies.



CARACTÈRES DU FRUIT

Grosseur : moyenne, homogène.
Forme générale : fruits aînés et cadets de forme voisine.
Cadets : très réguliers, coniques à arrondis, aussi hauts que larges, à base arrondie et sommet arrondi ou pointu.
Aînés : un peu moins réguliers que les cadets et à base moins arrondie, parfois sommet légèrement méplat.
Couleur externe : rouge vif.
Couleur de la chair : rouge vif.
Couleur de la mèche : rouge vif.
Position des akènes : enfoncés.
Position des sépales : calice tangent au fruit, calicule tangent ou légèrement dressé.
Zone sans akènes : souvent assez importante.
Brillant du fruit : brillant.
Qualité de la chair : chair ferme, parfumée mais peu sucrée.
Résistance au transport : moyenne.
Caractères particuliers :
pédoncule et calice se détachent assez difficilement du fruit ; cueillette facile.

IMPORTANCE — INTÉRÊT

Variété productive mais à fruits trop sensibles au Botrytis et à l'Oïdium.

INÉPUISABLE

Synonyme :
Obtenteur : R. CHAPRON, Caen (Calvados), France. (1950).
Origine :

CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES

Époque de floraison : première floraison : légèrement postérieure à celle de Madame Moutôt.
Époque de maturité : première production : voisine de celle de Madame Moutôt.
Émission des stolons : tardive et peu abondante.
Caractères particuliers :
très bonne remontée.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DU FEUILLAGE ET DES HAMPES FLORALES

ASPECT GÉNÉRAL DE LA PLANTE : port assez dressé, plante peu touffue.

CARACTÈRES DE LA FEUILLE :

Pétiole

Importance de la pilosité : moyenne.
Position des poils : horizontaux.

Limbe :

Couleur : vert moyen à vert sombre.
Brillant : assez mat ou moyennement brillant.
Rapport longueur/largeur : très légèrement plus long que large (1,00 à 1,15).
Angle de la base : 110° à 130°.
Forme de la base : en U.
Pilosité de la face supérieure : très abondante.
Forme générale de la foliole : plane.

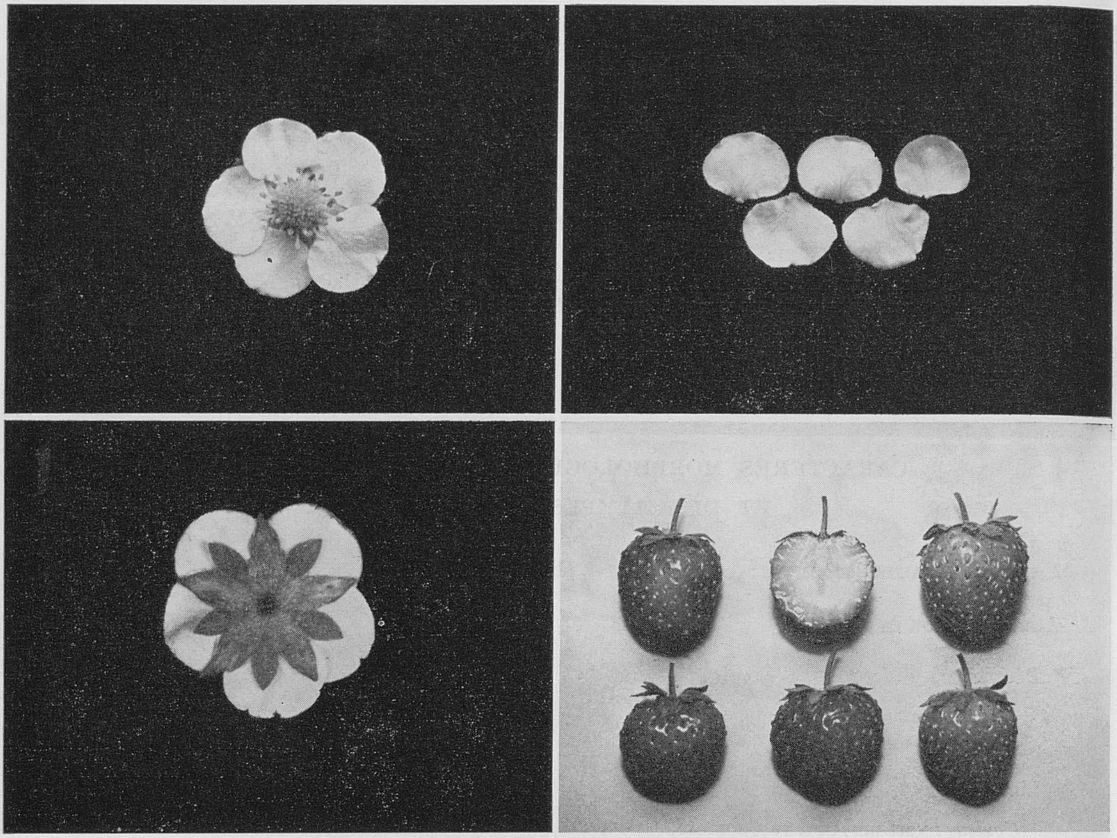
Caractères particuliers :

CARACTÈRES DES STOLONS :

Couleur : rouge.

CARACTÈRES DE LA FLEUR :

Étamines : présentes.
Nombre de pétales des fleurs aînées : 5 (6) 8.
Nombre de pétales des fleurs cadettes : (5) 6.
Rapport longueur/largeur des pétales : très nettement plus large que long.
Angle de base du pétale : plat.
Grandeur respective des pièces florales : s < S < P.
Position des poils sur le pédoncule : perpendiculaires.
Position des fleurs par rapport au feuillage : au niveau ou sous le feuillage.
Caractères particuliers :
sépales et sépalules très larges ;
pétales se chevauchant fortement.



CARACTÈRES DU FRUIT

Grosseur : fruits aînés assez gros, fruits cadets petits.
Forme générale : fruits aînés assez différents des fruits cadets.
Cadets : réguliers, coniques à globuleux, souvent très méplats, à base plane ou en cuvette et sommet arrondi ; l'allongement des fruits cadets est très variable.
Aînés : plus irréguliers, moins arrondis, parfois côtelés, base en cuvette, sommet en crête.
Couleur externe : rouge orangé clair.
Couleur de la chair : rose orangé.
Couleur de la mèche : rose orangé.
Position des akènes : saillants.
Position des sépales : tangents.
Zone sans akènes : nulle.
Brillant du fruit : peu brillant.
Qualité de la chair : chair juteuse, acide, peu parfumée, peu sucrée.
Résistance au transport : médiocre.
Caractères particuliers :

IMPORTANCE — INTÉRÊT

Variété remontante sans grand intérêt.

LIBÉRATION D'ORLÉANS

Synonyme :
Obtenteur : J. Joly à Orléans (Loiret), France.
Origine :

CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES

Époque de floraison : première floraison : voisine de celle de Madame Moutôt.
Époque de maturité : première production : entre celle de Madame Moutôt et celle de Tardive de Léopold.
Émission des stolons : moyennement précoce, très peu abondante.
Caractères particuliers :
bonne remontée ;
assez sensible à l'Oïdium.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DU FEUILLAGE ET DES HAMPES FLORALES

Aspect général de la plante : port dressé, plante moyennement touffue.

Caractères de la feuille :

Pétiole :

Importance de la pilosité : moyenne.
Position des poils : horizontaux ou légèrement dressés.

Limbe :

Couleur : vert moyen.
Brillant : moyennement brillant à assez mat.
Rapport longueur/largeur : légèrement plus long que large (1,05 à 1.30).
Angle de la base : 90° à 120°.
Forme de la base : intermédiaire.
Pilosité de la face supérieure : abondante.
Forme générale de la foliole : plane ou en légère gouttière.

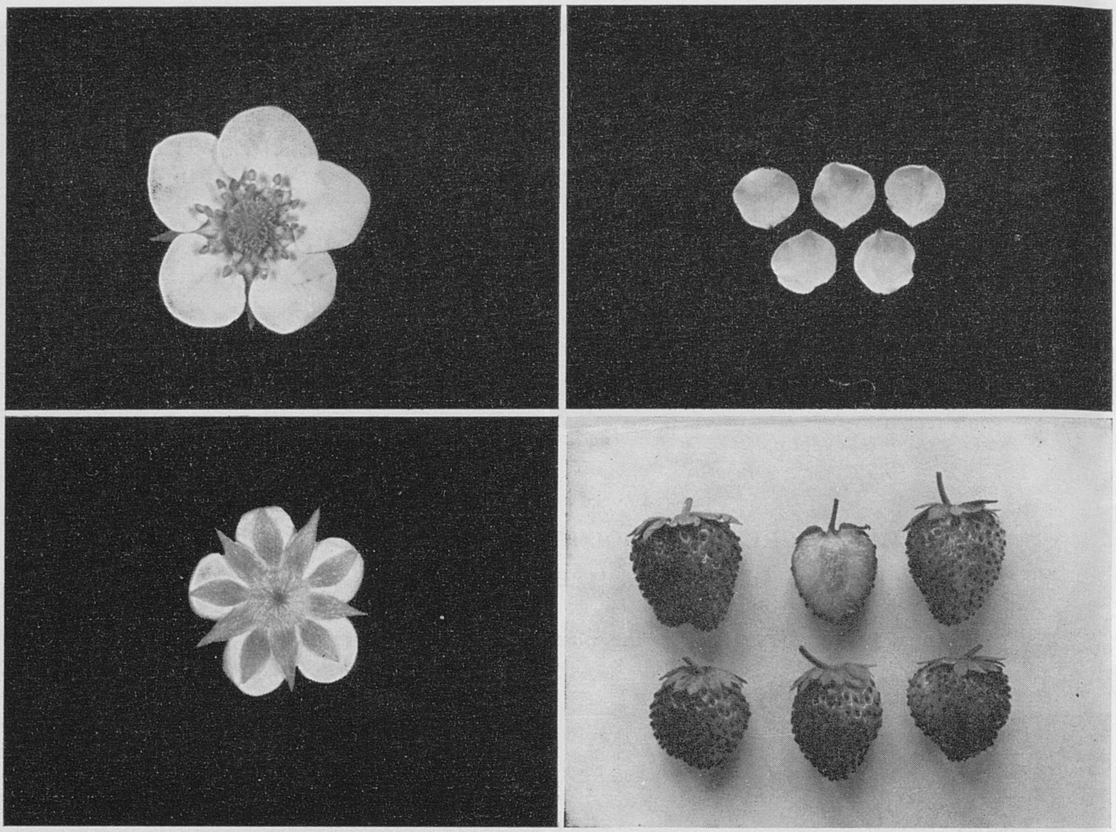
Caractères particuliers :

Caractères des stolons :

Couleur : vert à l'ombre, rouge à l'insolation.

Caractères de la fleur :

Étamines : présentes.
Nombre de pétales des fleurs aînées : 5 (7-8).
Nombre de pétales des fleurs cadettes : (5) 8.
Rapport longueur/largeur des pétales : aussi long que large.
Angle de base du pétale : obtus.
Grandeur respective des pièces florales : s $\leqslant$ S $\leqslant$ P.
Position des poils sur le pédoncule : intermédiaire.
Position des fleurs par rapport au feuillage : sous le feuillage.
Caractères particuliers :
sépales et sépalules assez larges.



CARACTÈRES DU FRUIT

Grosseur : irrégulière, fruits aînés assez gros, cadets moyens ou petits.
Forme générale : fruits aînés peu différents des fruits cadets.
Cadets : peu réguliers, coniques à globuleux, souvent un peu méplats, à base plane et sommet arrondi ou pointu ; l'allongement des fruits cadets est très variable.
Aînés : un peu plus irréguliers que les fruits cadets, souvent plus allongés.
Couleur externe : rouge vif.
Couleur de la chair : rouge vif.
Couleur de la mèche : rouge clair.
Position des akènes : affleurants ou légèrement enfoncés.
Position des sépales : généralement tangents.
Zone sans akènes : nulle.
Brillant du fruit : moyennement brillant.
Qualité de la chair : chair assez ferme, moyennement sucrée, moyennement acide, à parfum légèrement musqué.
Résistance au transport : moyenne.
Caractères particuliers :
équeutage facile.

IMPORTANCE — INTÉRÊT

Variété remontante très productive, mais produisant trop peu de stolons.

MAJOR

Synonyme :
Obtenteur : Éts VILMORIN, à Paris ; France.
Origine : Auchincruive Climax × Cambridge 143.

CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES

Époque de floraison : voisine de celle de Surprise des Halles.
Époque de maturité : légèrement postérieure à celle de Surprise des Halles.
Émission des stolons : moyennement précoce, très abondante.
Caractères particuliers :
peu sensible à l'Oïdium ;
fruits assez sensibles au Botrytis.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DU FEUILLAGE ET DES HAMPES FLORALES

ASPECT GÉNÉRAL DE LA PLANTE : port dressé, les plantes âgées forment de grosses touffes compactes.

CARACTÈRES DE LA FEUILLE :

Pétiole :

Importance de la pilosité : moyenne à faible.
Position des poils : horizontaux ou légèrement dressés.

Limbe :

Couleur : vert moyen à vert clair.
Brillant : très brillant.
Rapport longueur/largeur : beaucoup plus long que large (1,30 à 1,40).
Angle de la base : 70° à 90°.
Forme de la base : en V.
Pilosité de la face supérieure : faible.
Forme générale de la foliole : plane.

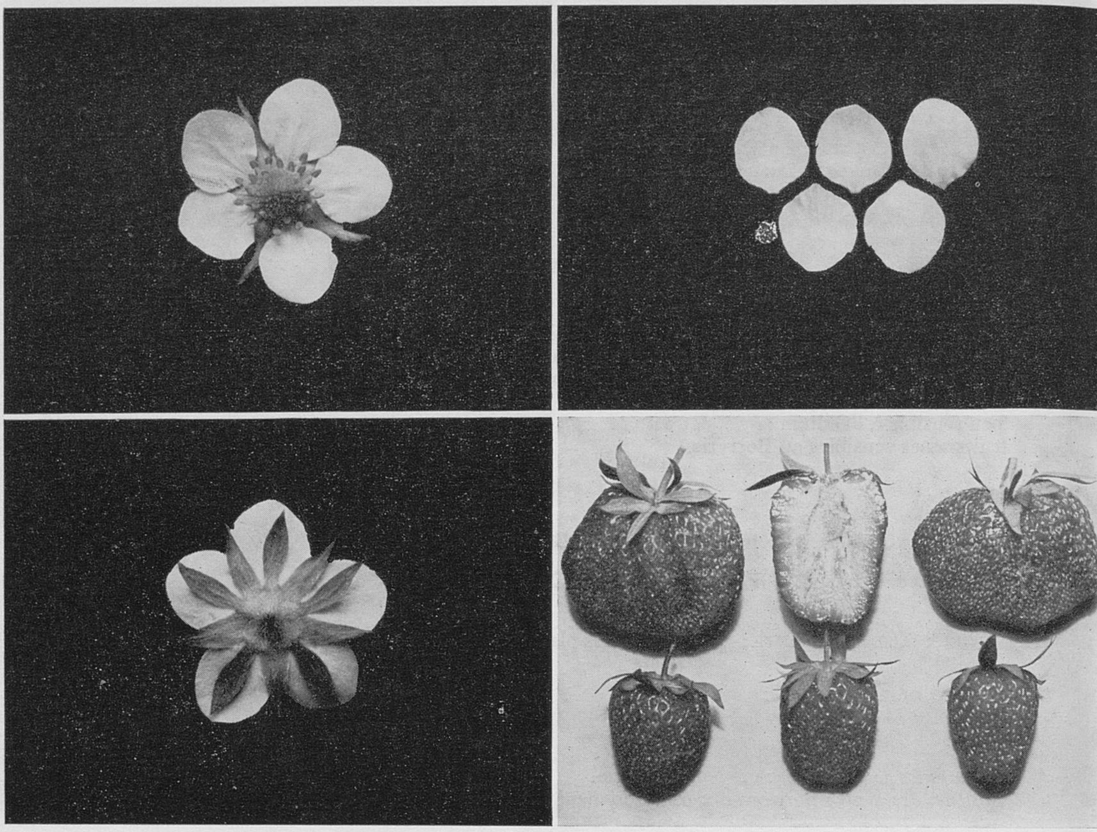
Caractères particuliers :

CARACTÈRES DES STOLONS :

Couleur : vert à l'ombre, rouge à l'insolation.

CARACTÈRES DE LA FLEUR :

Étamines : présentes.
Nombre de pétales des fleurs aînées : 5 (7).
Nombre de pétales des fleurs cadettes : (5-6) 7.
Rapport longueur/largeur des pétales : plus long que large.
Angle de base du pétale : droit ou obtus.
Grandeur respective des pièces florales : s < ou > S ; S ⩽ P.
Position des poils sur le pédoncule : appliqués.
Position des fleurs par rapport au feuillage : sous le feuillage.
Caractères particuliers :



CARACTÈRES DU FRUIT

Grosseur : faible à moyenne, régulière.
Forme générale : fruits aînés différents des fruits cadets.
Cadets : assez réguliers, coniques, à sommet arrondi et base plane, légèrement plus hauts que larges ; ils ressemblent aux fruits de la variété Ladette mais sont moins allongés.
Aînés : irréguliers, souvent en forme d'éventail.
Couleur externe : rouge vif.
Couleur de la chair : rouge.
Couleur de la mèche : rouge.
Position des akènes : affleurants.
Position des sépales : tangents.
Zone sans akènes : nulle.
Brillant du fruit : brillant.
Qualité de la chair : chair tendre, assez parfumée, moyennement sucrée, moyennement acide.
Résistance au transport : insuffisante.
Caractères particuliers :
se cueillent facilement sans calice à maturité.

IMPORTANCE — INTÉRÊT

Variété précoce, très productive, mais à fruits trop fragiles, de mauvaise conservation.

MARIE-FRANCE

Synonyme :
Obtenteur :
Origine : probablement semis naturel, repéré en France vers 1955.

CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES

Époque de floraison : entre celle de Surprise des Halles et celle de Madame Moutôt.
Époque de maturité : légèrement postérieure à celle de Surprise des Halles.
Émission des stolons : moyennement précoce, moyennement abondante.
Caractères particuliers :
fruits légèrements sensibles à l'Oïdium.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DU FEUILLAGE ET DES HAMPES FLORALES

ASPECT GÉNÉRAL DE LA PLANTE : port dressé, plante moyennement touffue.

CARACTÈRES DE LA FEUILLE :

Pétiole :

Importance de la pilosité : moyenne à forte.
Position des poils : horizontaux, parfois légèrement abaissés.

Limbe :

Couleur : vert sombre.
Brillant : moyennement brillant.
Rapport longueur/largeur : aussi long que large (0,95 à 1,05).
Angle de la base : 110° à 130°.
Forme de la base : en U.
Pilosité de la face postérieure : abondante.
Forme générale de la foliole : plane ou en légère cuiller.

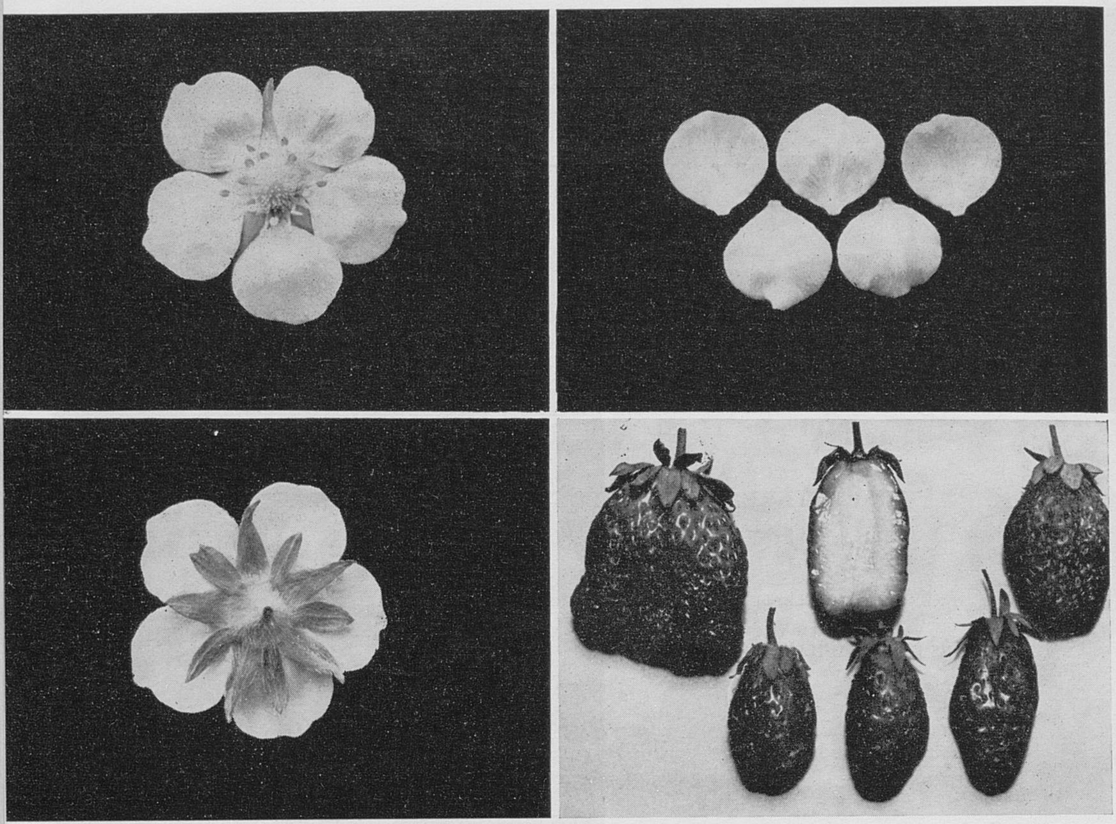
Caractères particuliers :

CARACTÈRES DES STOLONS :

Couleur : vert à l'ombre, rougeâtre à l'insolation.

CARACTÈRES DE LA FLEUR :

Étamines : présentes.
Nombre de pétales des fleurs aînées : 6 (7) 8.
Nombre de pétales des fleurs cadettes : (5) 6.
Rapport longueur/largeur des pétales : aussi long que large.
Angle de base du pétale : droit ou obtus.
Grandeur respective des pièces florales : s < S < P.
Position des poils sur le pédoncule : perpendiculaires.
Position des fleurs par rapport au feuillage : au niveau ou sous le feuillage.
Caractères particuliers :
corolle formant coupe ;
sépalules elliptiques bien différents des sépales triangulaires ;
étamines souvent avortées chez les premières fleurs formées.



CARACTÈRES DU FRUIT

Grosseur : fruits aînés gros, fruits cadets moyens.
Forme générale : fruits aînés très différents des fruits cadets ; les fruits ressemblent à ceux de Fertilité.
Cadets : peu réguliers et de forme variable, cylindriques ou biconiques à base arrondie et sommet arrondi ou en crête, allongés, souvent méplats.
Aînés : très irréguliers, de forme variable, le plus souvent en large crête divisée en un ou plusieurs lobes par des sillons plus ou moins marqués. Ils sont moins méplats que ceux de Fertilité.
Couleur externe : hétérogène, rouge vif à rouge sang à l'insolation, rouge clair à l'ombre.
Couleur de la chair : rouge clair.
Couleur de la mèche : rose.
Position des akènes : enfoncés.
Position des sépales : tangents à appliqués, souvent surélevés.
Zone sans akènes : fréquente, mais peu importante.
Brillant du fruit : très brillant.
Qualité de la chair : chair tendre, juteuse, peu parfumée, moyennement sucrée, assez acide, parfois un peu filandreuse.
Résistance au transport : médiocre.
Caractères particuliers :

IMPORTANCE — INTÉRÊT

Variété précoce, productive en culture bisannuelle, mais à fruits de régularité et de qualité insuffisantes.

PERLE-ROSE

Synonyme :
Obtenteur : Charollais, France.
Origine : Constante Féconde × Louis Gauthier (1906).

CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES

Époque de floraison : première floraison : légèrement postérieure à celle de Surprise des Halles.
Époque de maturité : première production : entre celle de Surprise des Halles et celle de Madame Moutôt.
Émission des stolons : moyennement précoce, moyennement abondante.
Caractères particuliers :
remontée moyenne ;
très peu sensible à l'Oïdium.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DU FEUILLAGE ET DES HAMPES FLORALES

Aspect général de la plante : port variable, plante peu touffue.

Caractères de la feuille :

Pétiole :

Importance de la pilosité : forte.
Position des poils : horizontaux.

Limbe :

Couleur : vert bleuté.
Brillant : mat à moyennement brillant.
Rapport longueur/largeur : plus long que large (1,15 à 1,30).
Angle de la base : 80° à 110°.
Forme de la base : intermédiaire.
Pilosité de la face supérieure : très abondante.
Forme générale de la foliole : plane.

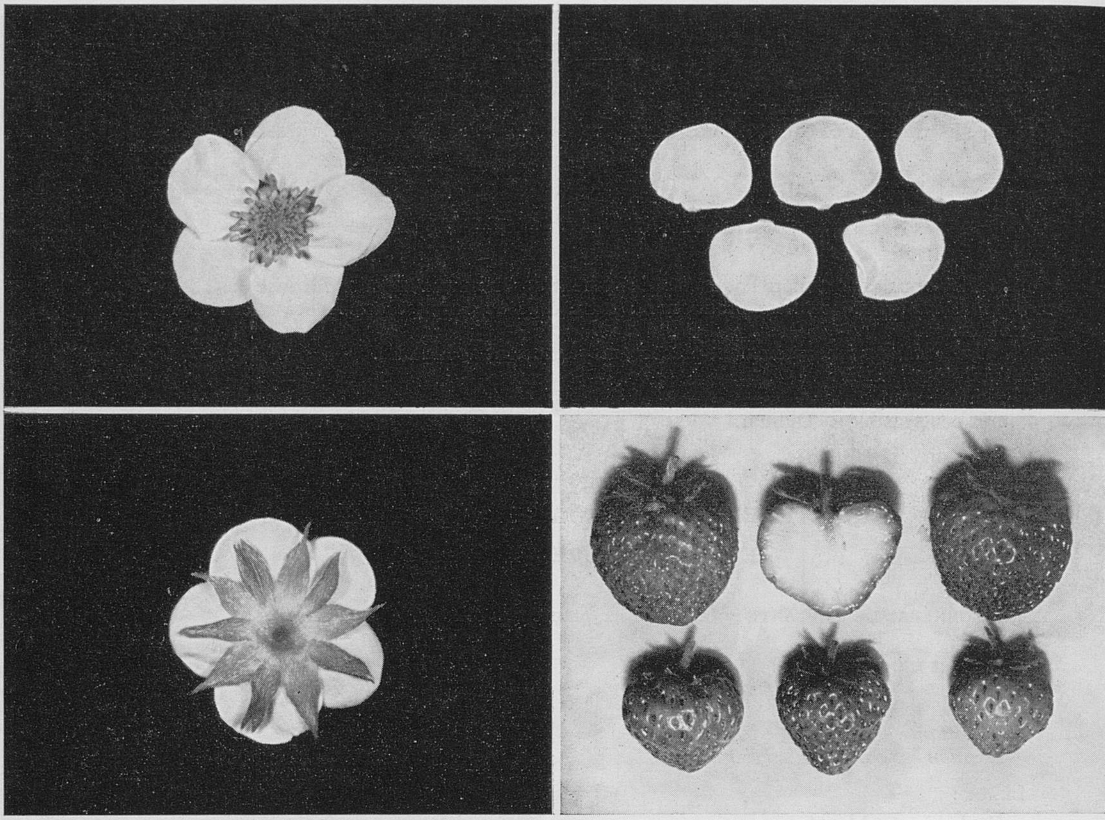
Caractères particuliers :

Caractères des stolons :

Couleur : vert à l'ombre, rosé à l'insolation.

Caractères de la fleur :

Étamines : présentes.
Nombre de pétales des fleurs aînées : 5 (7-8) 10.
Nombre de pétales des fleurs cadettes : (5) 8.
Rapport longueur/largeur des pétales : beaucoup plus large que long.
Angle de base du pétale : plat.
Grandeur respective des pièces florales : $s \leqslant S \leqslant P$.
Position des poils sur le pédoncule : appliqués.
Position des fleurs par rapport au feuillage : au niveau du feuillage.
Caractères particuliers :
sépales très larges ;
sépalules beaucoup plus fins que les sépales ;
pétales se chevauchant très fortement.



CARACTÈRES DU FRUIT

Grosseur : moyenne à faible, assez régulière.
Forme générale : fruits aînés identiques aux fruits cadets.
Cadets : très réguliers, reniformes, à base plane ou légèrement arrondie et sommet arrondi, plus larges que hauts.
Aînés : (voir cadets).
Couleur externe : rouge clair.
Couleur de la chair : rose.
Couleur de la mèche : rose.
Position des akènes : enfoncés.
Position des sépales : appliqués à tangents.
Zone sans akènes : nulle ou faible.
Brillant du fruit : moyennement brillant.
Qualité de la chair : chair très fragile, moyennement parfumée, moyennement sucrée, assez acide.
Résistance au transport : mauvaise.
Caractères particuliers :

IMPORTANCE — INTÉRÊT

Variété remontante, à fruits sans intérêt particulier.

SAINT-CLAUDE

Synonyme :
Obtenteur : Éts Rivoire, à Lyon ; France.
Origine :

CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES

Époque de floraison : première floraison : entre celle de Madame Moutôt et celle de Tardive de Léopold.
Époque de maturité : première production : voisine de celle de Madame Moutôt.
Émission des stolons : tardive et peu abondante.
Caractères particuliers :
très bonne remontée ;
assez sensible à l'Oïdium.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DU FEUILLAGE ET DES HAMPES FLORALES

Aspect général de la plante : port assez dressé, plante assez touffue.

Caractères de la feuille :

Pétiole :

Importance de la pilosité : moyenne.
Position des poils : horizontaux.

Limbe :

Couleur : vert moyen à vert sombre.
Brillant : moyennement brillant.
Rapport longueur/largeur : plus long que large (1,10 à 1,30).
Angle de la base : 100° à 120°.
Forme de la base : intermédiaire.
Pilosité de la face supérieure : moyenne à forte.
Forme générale de la foliole : en légère gouttière.

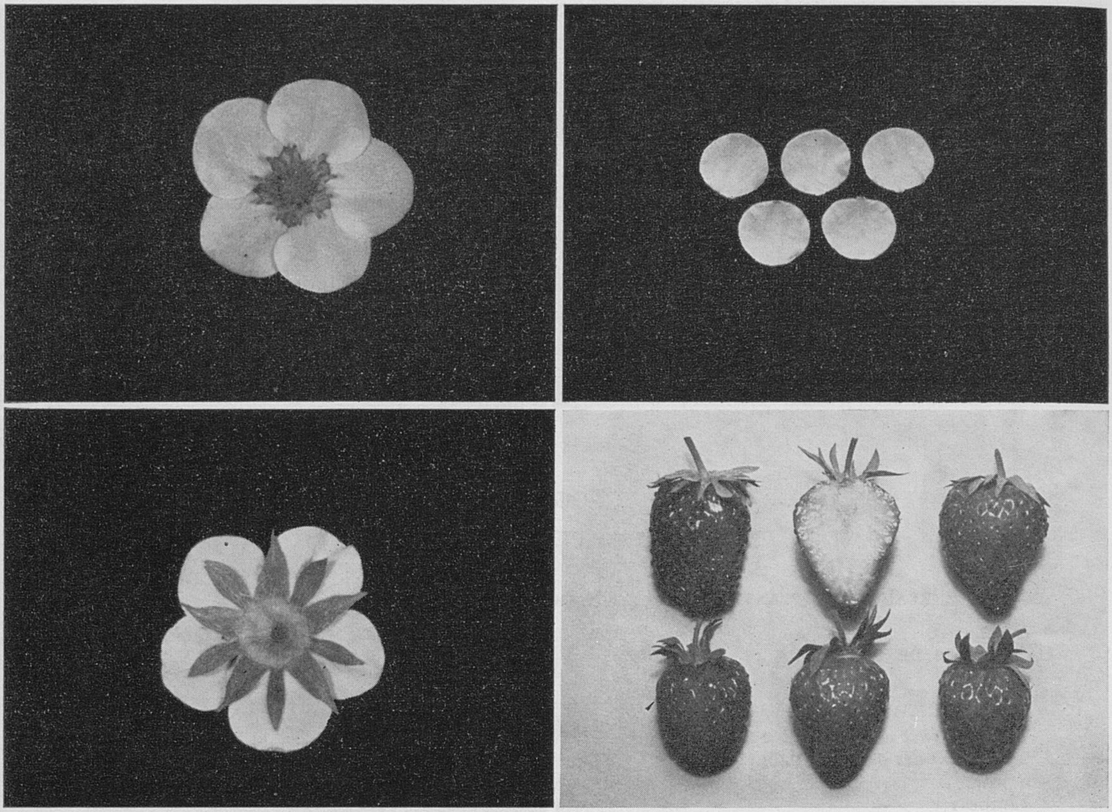
Caractères particuliers :

Caractères des stolons :

Couleur : vert à l'ombre, rouge à l'insolation.

Caractères de la fleur :

Étamines : présentes.
Nombre de pétales des fleurs aînées : (6) 7.
Nombre de pétales des fleurs cadettes : (5-6) 8.
Rapport longueur/largeur des pétales : plus large que long.
Angle de base du pétale : obtus à plat.
Grandeur respective des pièces florales : s ⩽ S ⩽ P.
Position des poils sur le pédoncule : appliqués.
Position des fleurs par rapport au feuillage : sous le feuillage.
Caractères particuliers :
pétales se chevauchant très fortement ;
sépalules fins très différents des sépales larges à extrémité effilée.



CARACTÈRES DU FRUIT

Grosseur : moyenne à faible, irrégulière.
Forme générale : fruits aînés peu différents des fruits cadets.
Cadets : assez irréguliers, généralement coniques à base plane ou en cuvette et sommet pointu ou en crête, le plus souvent un peu plus longs que larges.
Aînés : plus irréguliers, à sommet généralement méplat.
Couleur externe : rouge vif.
Couleur de la chair : rouge clair.
Couleur de la mèche : rouge clair.
Position des akènes : saillants.
Position des sépales : tangents.
Zone sans akènes : nulle.
Brillant du fruit : brillant.
Qualité de la chair : chair ferme, assez parfumée, sucrée et acide, à mèche parfois légèrement ligneuse.
Résistance au transport : bonne.
Caractères particuliers :
akènes souvent plus clairs que le fruit.

IMPORTANCE — INTÉRÊT

Assez bonne variété remontante.

SAINT-FIACRE

Synonyme :
Obtenteur : Éts VILMORIN à Paris (Seine), France.
Origine : Louis Gauthier × Saint-Antoine de Padoue (1907).

CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES

Époque de floraison : première floraison : légèrement antérieure à celle de Madame Moutôt.
Époque de maturité : première production : légèrement antérieure à celle de Madame Moutôt.
Émission des stolons : moyennement précoce, moyennement abondante.
Caractères particuliers :
bonne remontée ;
peu sensible à l'Oïdium ;
très sensible au Mycosphaerella fragariae.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DU FEUILLAGE ET DES HAMPES FLORALES

ASPECT GÉNÉRAL DE LA PLANTE : port mi-dressé, plante basse, moyennement touffue.

CARACTÈRES DE LA FEUILLE :

Pétiole :

Importance de la pilosité : moyenne à forte.
Position des poils : horizontaux ou légèrement abaissés.

Limbe :

Couleur : vert moyen légèrement bleuté.
Brillant : moyennement brillant à assez mat.
Rapport longueur/largeur : très légèrement plus long que large (0,95 à 1,15).
Angle de la base : 90° à 120°.
Forme de la base : intermédiaire.
Pilosité de la face supérieure : très abondante.
Forme générale de la foliole : plane.

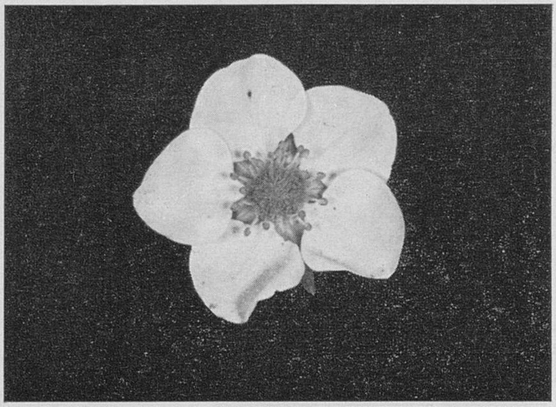
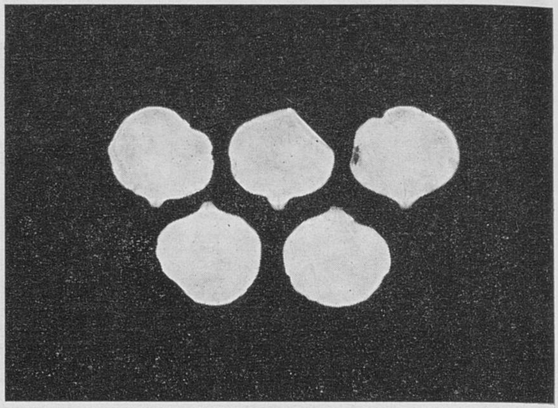
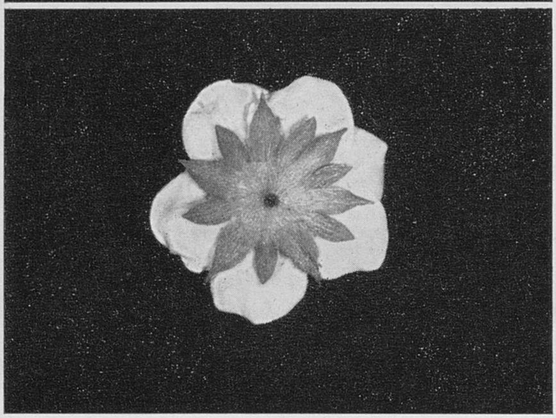
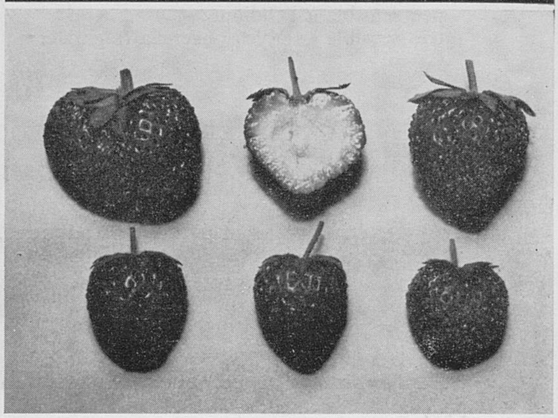
Caractères particuliers :

CARACTÈRES DES STOLONS :

Couleur : vert à l'ombre, rouge violacé à l'insolation.

CARACTÈRES DE LA FLEUR :

Étamines : présentes.
Nombre de pétales des fleurs aînées : 5 (7-8). 9.
Nombre de pétales des fleurs cadettes : (5-6) 9.
Rapport longueur/largeur des pétales : légèrement plus large que long.
Angle de base du pétale : obtus à plat.
Grandeur respective des pièces florales : s ⩽ S ⩽ P.
Position des poils sur le pédoncule : appliqués à intermédiaires.
Position des fleurs par rapport au feuillage : au niveau ou sous le feuillage.
Caractères particuliers :
pétales se chevauchant fortement.

CARACTÈRES DU FRUIT

Grosseur : moyenne à faible, irrégulière.
Forme générale : fruits aînés très différents des fruits cadets.
Cadets : assez réguliers, coniques à base plane et sommet pointu ou en crête, légèrement allongés.
Aînés : irréguliers, le plus souvent méplats, plus larges que hauts, en forme d'éventail.
Couleur externe : rouge orangé.
Couleur de la chair : rouge clair.
Couleur de la mèche : rose.
Position des akènes : affleurants.
Position des sépales : appliqués ou tangents.
Zone sans akènes : nulle.
Brillant du fruit : moyennement brillant.
Qualité de la chair : chair ferme, moyennement parfumée, très sucrée, moyennement acide.
Résistance au transport : bonne.
Caractères particuliers :
très nombreux akènes.

IMPORTANCE — INTÉRÊT

Assez bonne variété remontante.

SAINT-JEAN

Synonyme :
Obteneur : Ch. SIMMEN, à Montmorency (Seine-et-Oise), France (1945).
Origine :

CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES

Époque de floraison : première floraison : légèrement postérieure à celle de Surprise des Halles.
Époque de maturité : première production : entre celle de Surprise des Halles et celle de Madame Moutôt.
Émission des stolons : assez tardive, moyennement abondante.
Caractères particuliers :
bonne remontée ;
très productive ;
fruits assez sensibles au Botrytis.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DU FEUILLAGE ET DES HAMPES FLORALES

ASPECT GÉNÉRAL DE LA PLANTE : port assez étalé, plante moyennement touffue.

CARACTÈRES DE LA FEUILLE :

Pétiole :

Importance de la pilosité : forte.
Position des poils : horizontaux.

Limbe :

Couleur : vert moyen.
Brillant : moyennement brillant.
Rapport longueur/largeur : plus long que large (1,05 à 1,20).
Angle de la base : 90° à 120°.
Forme de la base : intermédiaire.
Pilosité de la face supérieure : moyenne à abondante.
Forme générale de la foliole : plane.

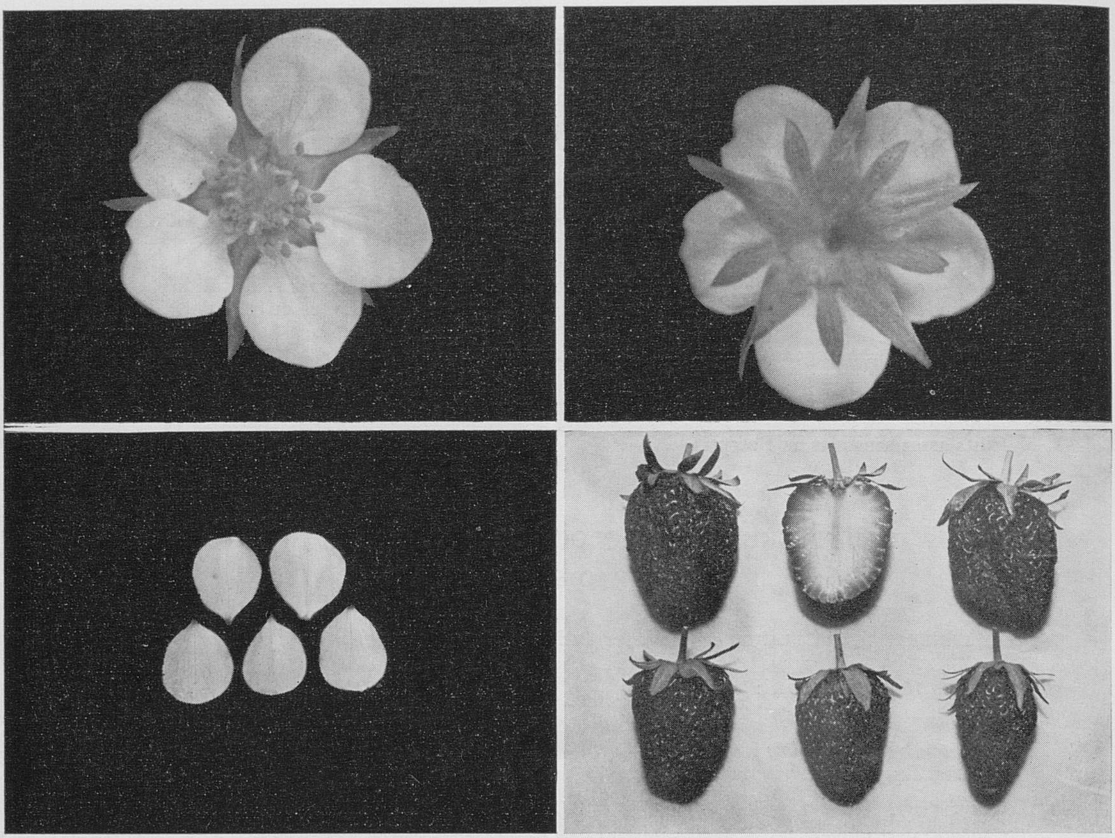
Caractères particuliers :

CARACTÈRES DES STOLONS :

Couleur : vert à l'ombre, rouge à l'insolation.

CARACTÈRES DE LA FLEUR :

Étamines : présentes
Nombre de pétales des fleurs aînées : 5 (6-7) 10.
Nombre de pétales des fleurs cadettes : (5) 8.
Rapport longueur/largeur des pétales : aussi long ou plus long que large.
Angle de base du pétale : droit à obtus.
Grandeur respective des pièces florales : $s < S \leqslant P$.
Position des poils sur le pédoncule : appliqués à intermédiaires.
Position des fleurs par rapport au feuillage : au niveau ou au-dessus du feuillage.
Caractères particuliers :
sépalules à extrémité parfois bi- ou trifurquée ;
sépalules assez différents des sépales ;
longs pédoncules.



CARACTÈRES DU FRUIT

Grosseur : fruits aînés assez gros, fruits cadets moyens.
Forme générale : fruits aînés différents des fruits cadets.
Cadets : assez réguliers, coniques, à base plane ou épaulée, à sommet arrondi ou en crête, plus longs que larges.
Aînés : assez difformes, côtelés, souvent méplats à sommet arrondi ou en crête, souvent plus larges que hauts.
Couleur externe : hétérogène, rouge vif à rouge sang à l'insolation, rouge clair à l'ombre.
Couleur de la chair : blanche à pourtour rouge clair.
Couleur de la mèche : rose.
Position des akènes : affleurants ou légèrement enfoncés.
Position des sépales : calice et calicule appliqués à tangents.
Zone sans akènes : nulle ou faible.
Brillant du fruit : très brillant.
Qualité de la chair : chair moyennement ferme, moyennement parfumée, moyennement sucrée, peu acide.
Résistance au transport : mauvaise.
Caractères particuliers :
akènes très nombreux.

IMPORTANCE — INTÉRÊT

Variété remontante productive mais à fruits de mauvaise conservation peu attractifs.

SANS-RIVALE

Synonyme :
Obtenteur : R. Chapron à Caen (Calvados), France.
Origine : Général de Castelnau × Madame Raymond Poincaré (1937).

CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES

Époque de floraison : première floraison : voisine de celle de Madame Moutôt.
Époque de maturité : première production : voisine de celle de Madame Moutôt.
Émission des stolons : assez tardive, moyennement abondante.
Caractères particuliers :
bonne remontée ;
très productive.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DU FEUILLAGE ET DES HAMPES FLORALES

Aspect général de la plante : port assez dressé, plante moyennement touffue.

Caractères de la feuille :

Pétiole :

Importance de la pilosité : moyenne.
Position des poils : horizontaux ou légèrement abaissés.

Limbe :

Couleur : vert sombre.
Brillant : moyennement brillant.
Rapport longueur/largeur : légèrement plus long que large, (1,00 à 1,15).
Angle de la base : 90° à 130°.
Forme de la base : intermédiaire.
Pilosité de la face supérieure : moyenne.
Forme générale de la foliole : plane ou en cuiller.

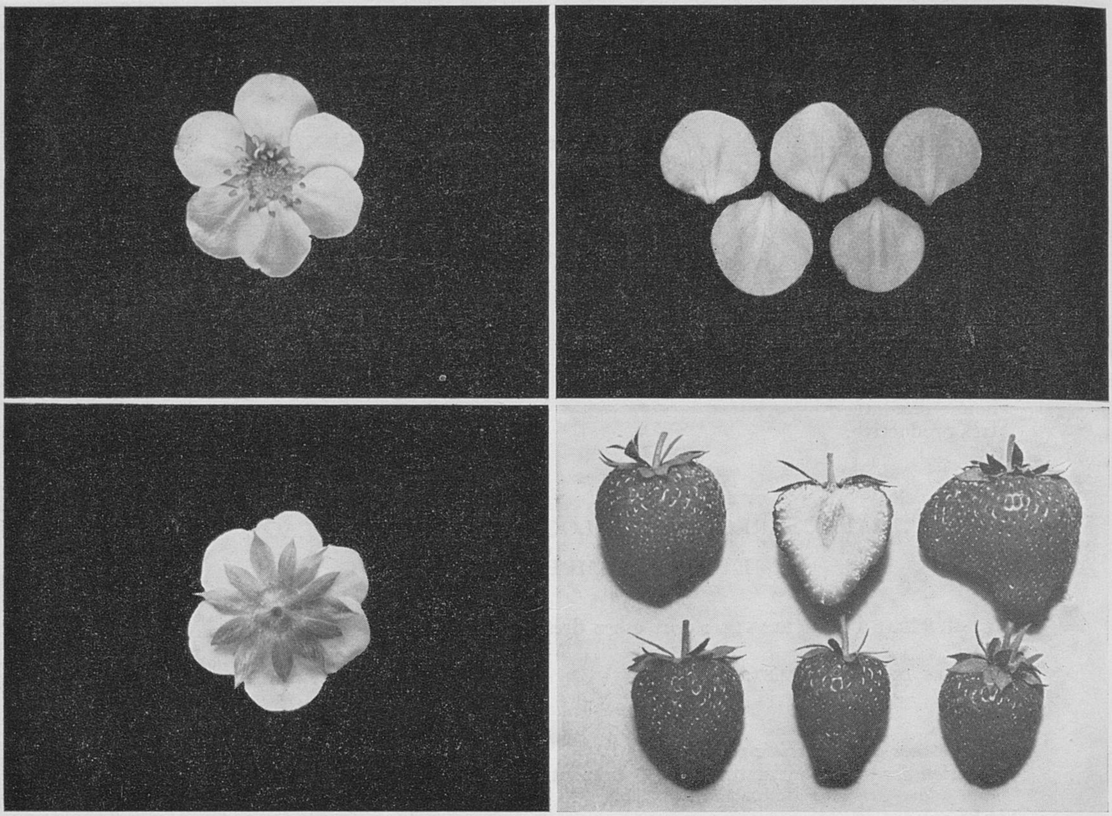
Caractères particuliers :

Caractères des stolons :

Couleur : vert à l'ombre, très rouge à l'insolation.

Caractères de la fleur :

Étamines : présentes.
Nombre de pétales des fleurs aînées : 5 (7-8) 9.
Nombre de pétales des fleurs cadettes : (5) 7.
Rapport longueur/largeur des pétales : légèrement plus large que long.
Angle de base du pétale : obtus.
Grandeur respective des pièces florales : s < ou > S $\leqslant$ P.
Position des poils sur le pédoncule : perpendiculaires.
Position des fleurs par rapport au feuillage : au niveau ou sous le feuillage.
Caractères particuliers :
étamines souvent avortées en début de floraison ;
extrémité des sépales parfois bi- ou trifurquée.



CARACTÈRES DU FRUIT

Grosseur : fruits aînés assez gros, fruits cadets moyens.
Forme générale : fruits aînés peu différents des fruits cadets.
Cadets : assez réguliers, coniques à globuleux, à base plane et sommet pointu, arrondi ou en crête, d'allongement très variable.
Aînés : plus irréguliers, souvent moins allongés et partagés par un ou plusieurs sillons.
Couleur externe : rouge vif.
Couleur de la chair : rouge vif.
Couleur de la mèche : rouge clair.
Position des akènes : affleurants.
Position des sépales : tangents à appliqués.
Zone sans akènes : nulle ou très faible.
Brillant du fruit : brillant.
Qualité de la chair : chair ferme, parfumée, sucrée, moyennement acide.
Résistance au transport : bonne.
Caractères particuliers :

IMPORTANCE — INTÉRÊT

Excellente variété remontante. Actuellement variété remontante la plus cultivée en France.

SANVIR

Synonyme :
Obtenteur : Ch. SIMMEN à Montmorency (Seine-et-Oise), France.
Origine :

CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES

Époque de floraison : première floraison : entre celle de Surprise des Halles et celle de Madame Moutôt.
Époque de maturité : première production : entre celle de Madame Moutôt et celle de Tardive de Léopold.
Émission des stolons : moyennement précoce, peu abondante.
Caractères particuliers :
bonne remontée ;
très productive.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DU FEUILLAGE ET DES HAMPES FLORALES

ASPECT GÉNÉRAL DE LA PLANTE : port dressé, plante formant de grosses touffes.

CARACTÈRES DE LA FEUILLE :

Pétiole :

Importance de la pilosité : forte.
Position des poils : horizontaux.

Limbe :

Couleur : vert moyen à vert sombre.
Brillant : moyennement brillant à mat.
Rapport longueur/largeur : aussi long que large (0,95 à 1,10).
Angle de la base : 90° à 120°.
Forme de la base : intermédiaire.
Pilosité de la face supérieure : moyenne à abondante.
Forme générale de la foliole : plane ou en légère gouttière.

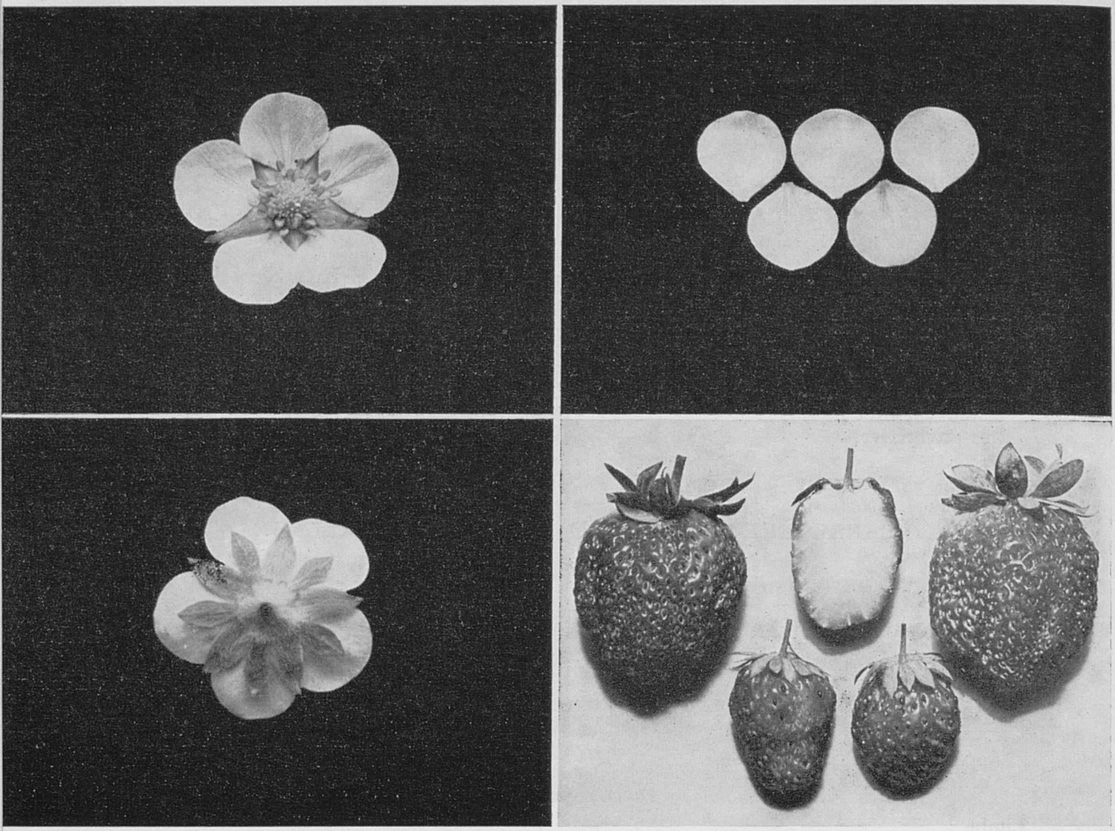
Caractères particuliers :

CARACTÈRES DES STOLONS :

Couleur : vert à l'ombre, rougeâtre à l'insolation.

CARACTÈRES DE LA FLEUR :

Étamines : présentes.
Nombre de pétales des fleurs aînées : (7) 10.
Nombre de pétales des fleurs cadettes : (6-7).
Rapport longueur/largeur des pétales : aussi long que large.
Angle de base : obtus.
Grandeur respective des pièces florales : s ⩽ S ⩽ P.
Position des poils sur le pédoncule : appliqués.
Position des fleurs par rapport au feuillage : au niveau du feuillage.
Caractères particuliers :
pédoncule dur.



CARACTÈRES DU FRUIT

Grosseur : hétérogène, fruits aînés gros, fruits cadets moyens.
Forme générale : fruits aînés différents des fruits cadets.
Cadets : moyennement réguliers, coniques ou cordiformes à base plane ou légèrement en cuvette et sommet arrondi, légèrement allongés, souvent méplats.
Aînés : très irréguliers, à section souvent triangulaire, très côtelés, d'allongement variable.
Couleur externe : très irrégulière, rouge clair à rouge vif.
Couleur de la chair : rouge clair.
Couleur de la mèche : rouge clair.
Position des akènes : saillants ou affleurants.
Position des sépales : tangents ou appliqués.
Zone sans akènes : nulle.
Brillant du fruit : moyennement brillant.
Qualité de la chair : chair ferme, à parfum légèrement musqué, très sucrée, peu acide, parfois légèrement filandreuse.
Résistance au transport : bonne.
Caractères particuliers :

IMPORTANCE — INTÉRÊT

Bonne variété remontante.

TRIOMPHE DE TIHANGE

Synonyme : Triomphe de Liège.
Obtenteur : SCHOLLIER à Tihange, Belgique.
Origine : semis naturel repéré vers 1942.

CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES

Époque de floraison : entre celle de Surprise des Halles et celle de Madame Moutôt.
Époque de maturité : entre celle de Surprise des Halles et celle de Madame Moutôt.
Émission des stolons : précoce et abondante.
Caractères particuliers :
assez sensible à l'Oïdium.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DU FEUILLAGE ET DES HAMPES FLORALES

ASPECT GÉNÉRAL DE LA PLANTE : port dressé, plante haute, moyennement touffue.

CARACTÈRES DE LA FEUILLE :

Pétiole :

Importance de la pilosité : faible.
Position des poils : dressés.

Limbe :

Couleur : vert clair à vert moyen.
Brillant : moyennement brillant à mat.
Rapport longueur/largeur : plus long que large (1,10 à 1,25).
Angle de la base : 80° à 110°.
Forme de la base : en V.
Pilosité de la face supérieure : faible à moyenne.
Forme générale de la foliole : plane.

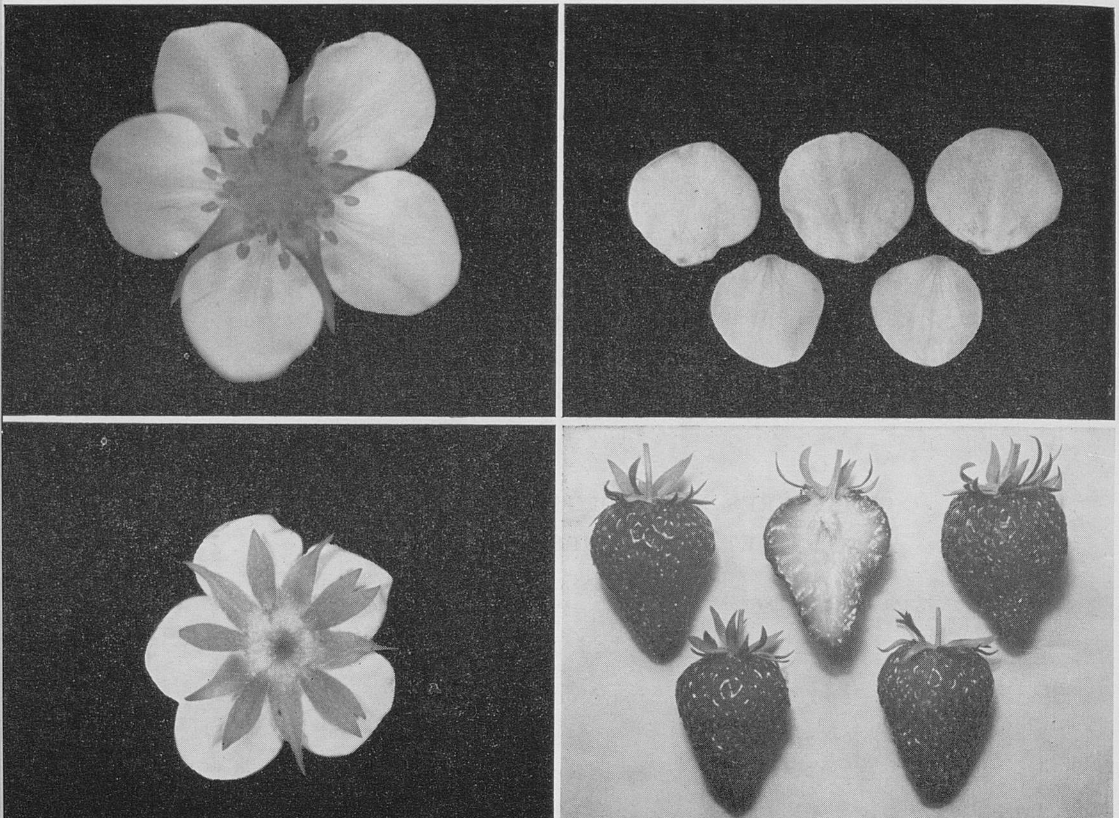
Caractères particuliers :

CARACTÈRES DES STOLONS :

Couleur : vert à l'ombre, rougeâtre à l'insolation.

CARACTÈRES DE LA FLEUR :

Étamines : présentes.
Nombre de pétales des fleurs aînées : 5 (7-8) 9.
Nombre de pétales des fleurs cadettes : (5) 7.
Rapport longueur/largeur des pétales : aussi long que large.
Angle de base du pétale : obtus.
Grandeur respective des pièces florales : $s \leqslant S \leqslant P$.
Position des poils sur le pédoncule : appliqués.
Position des fleurs par rapport au feuillage : sous le feuillage.
Caractères particuliers :
sépalules assez souvent bifurqués ;
pétales légèrement ourlés.



CARACTÈRES DU FRUIT

Grosseur : fruits aînés assez gros, fruits cadets moyens à petits.
Forme générale : fruits aînés peu différents des fruits cadets.
Cadets : souvent irréguliers, bosselés, généralement coniques à cordiformes, à base plane, arrondie ou en cuvette, à sommet généralement pointu ; légèrement allongés.
Aînés : plus irréguliers, souvent moins allongés.
Couleur externe : rouge sombre.
Couleur de la chair : rouge vif à rouge sombre.
Couleur de la mèche : rose.
Position des akènes : enfoncés à affleurants.
Position des sépales : tangents à redressés.
Zone sans akènes : nulle.
Brillant du fruit : moyennement brillant.
Qualité de la chair : assez ferme moyennement parfumée, moyennement sucrée, peu acidulée.
Résistance au transport : moyenne.
Caractères particuliers.
très nombreux akènes.

IMPORTANCE — INTÉRÊT

Variété moyennement productive à fruits très peu attractifs, assez cultivée en Belgique.

TRIOMPHE DE TIHANGE FAUSSE

Synonyme :
Obtenteur :
Origine : semis naturel ou mutation de Triomphe de Tihange.

CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES

Époque de floraison : entre celle de Surprise des Halles et celle de Madame Moutôt.
Époque de maturité : voisine de celle de Madame Moutôt.
Émission des stolons : moyennement précoce, beaucoup moins abondante que celle de Triomphe de Tihange.
Caractères particuliers :
feuillage et fruits plus sensibles à l'Oïdium que ceux de Triomphe de Tihange.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DU FEUILLAGE ET DES HAMPES FLORALES

ASPECT GÉNÉRAL DE LA PLANTE : port dressé, plante moyennement touffue.

CARACTÈRES DE LA FEUILLE :

Pétiole :

Importance de la pilosité : moyenne.
Position des poils : horizontaux.

Limbe :

Couleur : vert clair à vert moyen.
Brillant : moyennement brillant.
Rapport longueur/largeur : plus long que large (1,10 à 1,25).
Angle de la base : 80° à 100°.
Forme de la base : en V.
Pilosité de la face supérieure : moyenne.
Forme générale de la foliole : plane.

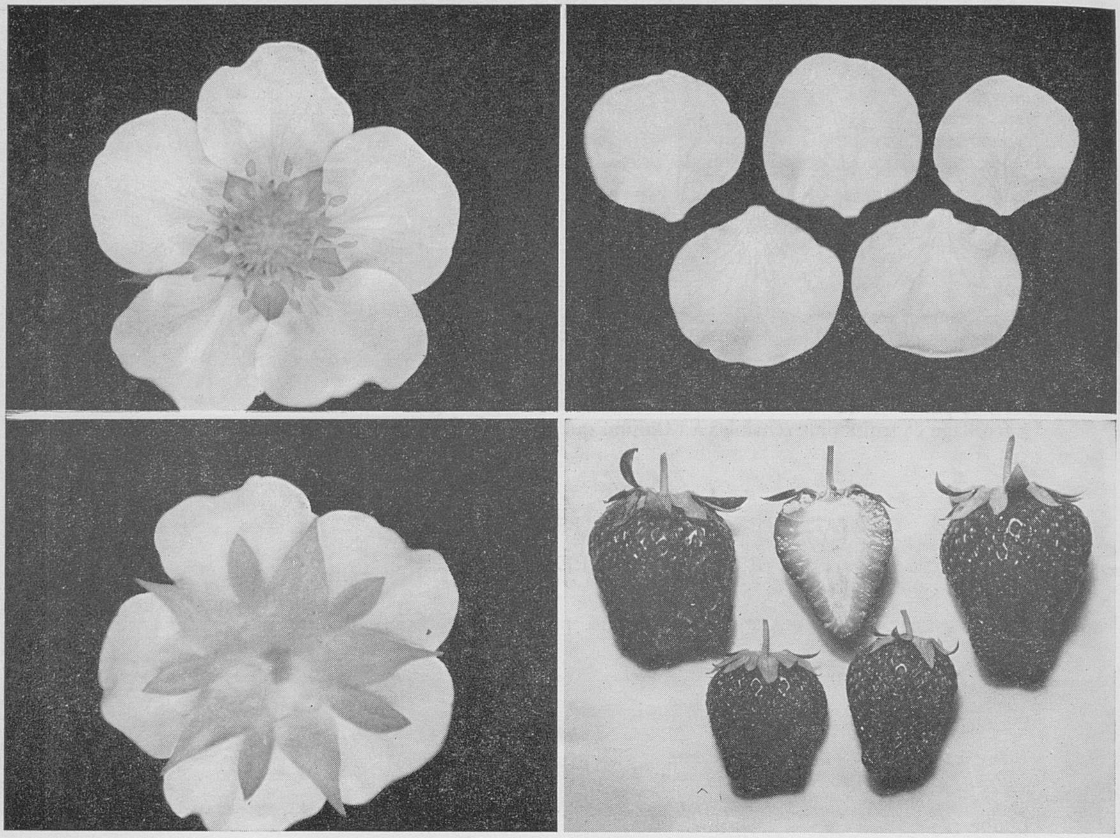
Caractères particuliers :

CARACTÈRES DES STOLONS :

Couleur : vert à l'ombre, rougeâtre à l'insolation.

CARACTÈRES DE LA FLEUR :

Étamines : présentes.
Nombre de pétales des fleurs aînées : (6-7) 8.
Nombre de pétales des fleurs cadettes : (5) 6.
Rapport longueur/largeur des pétales : légèrement plus large que long.
Angle de base du pétale : obtus.
Grandeur respective des pièces florales : $s < S \ll P$.
Position des poils sur le pédoncule : appliqués.
Position des fleurs par rapport au feuillage : sous ou au niveau du feuillage.
Caractères particuliers :
sépales plus larges que ceux de Triomphe de Tihange.



CARACTÈRES DU FRUIT

Grosseur : fruits aînés assez gros, fruits cadets moyens à petits.
Forme générale : identique à celle des fruits de Triomphe de Tihange.
Cadets :
Aînés :
Couleur externe : rouge sombre.
Couleur de la chair : rouge vif à rouge sombre.
Couleur de la mèche : rose.
Position des akènes : enfoncés à affleurants.
Position des sépales : tangents à redressés.
Zone sans akènes : nulle.
Brillant du fruit : peu brillant.
Qualité de la chair : chair ferme, moyennement parfumée, peu sucrée, légèrement acidulée.
Résistance au transport : moyenne.
Caractères particuliers :
fruits difficilement distinguables de ceux de Triomphe de Tihange, généralement moins brillants.

IMPORTANCE — INTÉRÊT

Variété très voisine de Triomphe de Tihange, également cultivée en Belgique.

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 1-1964.

Dépôt légal : 1er trimestre 1964. *N° d'impression : 1117.*